

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

FERNANDO FORTUNATO JERONIMO

O PARASITISMO SOCIAL EM HYMENOPTERA

CURITIBA

2015

FERNANDO FORTUNATO JERONIMO

O PARASITISMO SOCIAL EM HYMENOPTERA

Monografia apresentada como requisito parcial à obtenção do grau de Bacharel em Biologia, no Curso de Ciências Biológicas, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Prof. Dr. Rodrigo dos Santos Machado Feitosa

Coorientador: Dr. Leandro Mattos Santos

CURITIBA

2015

DEDICATÓRIA

Dedico este trabalho ao meu Pai, Rosélio Jeronimo que me ensinou a importância dos estudos e do trabalho honesto. A minha Mãe, Regina Jeronimo, que me ensinou a ser persistente e ir até o final. Ao meu irmão Fabio Jeronimo e minha irmã Pamela Jeronimo, que aturaram o irmão caçula e sempre foram grandes exemplos para ele.

A Tabata Klimeck, minha fiel parceira, que sempre esteve ao meu lado e me ajudou a enfrentar os momentos mais difíceis desta etapa. Aos meus queridos amigos Guilherme Gregol, Leonardo Carneiro, Victor Rocillo, Flávia Knaut, Lourenço Lunardelli, Maicon Vechi, Eder Queiroz e Alíni Vieira com os quais compartilhei os melhores e os mais difíceis momentos da minha vida e a todos meus amigos e colegas que estiveram ao meu lado durante essa longa jornada de graduação, tornando essa experiência mais divertida e intensa.

Por fim, a todos os professores que tive, por terem me ensinado tanto. Especialmente à Professora Zoraida Garcia Labadie que me ensinou a vencer meus próprios limites, ao Professor Nilson de Souza Lima Jr. que me mostrou que valeria a pena seguir o sonho de ser Biólogo, e aos Professores Erasto Villa-Branco Junior e Maurício Osvaldo Moura que de forma majestosa contribuíram para a minha compreensão sobre o fenômeno da vida e sua evolução.

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador Rodrigo dos Santos Machado Feitosa, pelo conhecimento que me ajudou a construir neste trabalho e pela orientação sempre precisa e amigável.

Ao meu coorientador Leandro Mattos Santos, pelo constante acompanhamento deste trabalho e pela paciência e gentileza nos momentos mais difíceis.

Ao professor Gabriel Augusto Rodrigues de Melo, por ter me iniciado nos estudos dos Insetos Sociais e pelas contribuições e sugestões neste trabalho.

Ao professor Marcio Roberto Pie, pelas contribuições e sugestões neste trabalho.

Aos funcionários, representados pela ilustre Rosane Martins, e a todos professores do curso de Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná que ultrapassam limites para criar um bom ambiente acadêmico para todos os alunos do curso.

“In the vastness of space and the immensity of time, it is my joy to share a planet and an epoch with ‘you’.”

Carl Sagan, dedicatória de Cosmos, New York: Random House, 1980. (Alterado)

RESUMO

O parasitismo social é um fenômeno ecológico e evolutivo fascinante e tem sido muito estudado por pesquisadores do mundo todo. Este fenômeno ocorre quando a relação parasita-hospedeiro se dá entre duas espécies eussociais e é caracterizado pela pilhagem, exercida pelos parasitas sociais, de recursos obtidos socialmente pelos hospedeiros. Na ordem de insetos Hymenoptera o parasitismo social é bem documentado, ocorrendo em vespas, abelhas e formigas. Nestes grupos, os parasitas apresentam uma série de síndromes que são caracterizadas por táticas de invasão e permanência no ninho hospedeiro, bem como por quais recursos são usufruídos – alimento, ninho, proteção e cuidado da prole. Nesta revisão foi realizada uma busca a fim de se registrar quais espécies desempenham o parasitismo social e como o fazem, com a finalidade de encontrar e discutir padrões filogenéticos e biogeográficos, além dos aspectos evolutivos e ecológicos responsáveis pela modulação deste comportamento. Outro objetivo foi analisar a terminologia usada para denominação das síndromes, visando eliminar redundâncias e agrupar síndromes semelhantes com nomes distintos. Como resultado desta monografia é proposto que o parasitismo nas vespas e abelhas também seja tratado como inquilinismo, termo proposto para as formigas parasitas sociais que não possuem casta operária e geralmente coabitam o ninho com as rainhas hospedeiras. Outros apontamentos sobre a validade de regra de Emery, origem evolutiva do comportamento e adaptações morfológicas presentes nos insetos envolvidos complementam este trabalho.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	1
2. OBJETIVOS E JUSTIFICATIVA	6
3. METODOLOGIA	7
Determinação do tema-problema-tese:	7
Levantamento da bibliografia referente ao tema:.....	7
Leitura e documentação da bibliografia após a seleção:	7
Construção lógica do trabalho:	7
Redação do texto:.....	8
4. O PARASITISMO SOCIAL EM HYMENOPTERA	9
a. Vespas	9
b. Abelhas	12
c. Formigas.....	17
5. DISCUSSÃO.....	24
a. Distribuição geográfica e posição filogenética das espécies parasitas sociais.....	24
b. A regra de Emery e as origens do parasitismo social	27
c. Adaptações morfológicas e comportamentais dos parasitas sociais ..	31
d. Inquilinismo em vespas e abelhas.....	35
6. CONCLUSÃO	38
7. REFERÊNCIAS	39
8. APÊNDICE	46

1. INTRODUÇÃO

O termo sociedade (*lat societate*)¹, foi cunhado para descrever o hábito gregário complexo que algumas espécies animais, inclusive a humana, desenvolveram ao longo de sua evolução. Moduladas por comportamentos sociais de caracteres altruísta e egoísta, as sociedades geram o desenvolvimento de um grupo de indivíduos que, por convívio em longo prazo, constroem uma personalidade coletiva desencadeando a formação de uma cultura própria. A sociabilidade nos animais possui uma longa história evolutiva, sendo amplamente difundida tanto em vertebrados quanto em invertebrados, e seu surgimento é geralmente atribuído à resolução de problemas relacionados à proteção, forrageio e migração (WILSON, 2000).

A ampla constatação do fenômeno social no reino animal gera uma série de categorizações dos diversos níveis de sociabilidade, gerando discussões relevantes sobre o tema. William Morton Wheeler foi um importante mirmecólogo americano, e fez a primeira contribuição de grande impacto para o estudo dos insetos sociais quando publicou o livro “*The social insects: their origin and evolution*” em 1928. Nesta obra o autor apresenta comportamentos sociais em formigas, que caracterizam de forma geral as sociedades de insetos, destacando o cuidado parental materno (proteção e alimentação) e a cooperação da prole com a mãe no cuidado de ovos e larvas (WILSON, 1971). Na obra “*The Other Insect Societies*”, James T. Costa (2006) defende a sociabilidade dos insetos num *lato sensu*, onde o cuidado parental e a partilha de recursos alimentares e espaciais são suficientes para a caracterização de uma sociedade. Este panorama é facilmente notado em larvas de moscas, besouros, borboletas e em outras fases de desenvolvimento das demais ordens de insetos (COSTA & PIERCE, 1997).

¹ Sociedade: **sf** (*lat societate*) **1 Sociol** Conjunto relativamente complexo de indivíduos de ambos os sexos e de todas as idades, permanentemente associados e equipados de padrões culturais comuns, próprios para garantir a continuidade do todo e a realização de seus ideais. [...] **2 Sociol** Organização dinâmica de indivíduos autoconscientes e que compartilham objetivos comuns e são, assim, capazes de ação conjugada. **14 Zool** Reunião de animais que concorrem para o mesmo fim, que têm um interesse comum. Michaelis, dicionário de português online.

Em outro viés, Charles D. Michener (1969) baseou-se em três características, estabelecidas como diagnósticos da sociabilidade dos insetos, e formulou uma escala de comportamento social. As características utilizadas foram: (1) cuidado cooperativo com a prole; (2) presença de castas reprodutivas; e (3) sobreposição de gerações no ninho. A escala proposta por Michener é composta por seis níveis que variam da ausência completa dos atributos acima citados, nos organismos solitários, até a presença de todos estes, nos organismos eussociais (WILSON, 1971). Por fim, Edward Osborne Wilson, um autor influente da Sociobiologia, foi o principal responsável pela divulgação e estabelecimento desta área de estudo consolidando o conceito de eussocialidade, quando em 1971 publicou o livro "*The Insects Societies*". Nesta obra o autor sistematizou e debateu uma série de aspectos como comunicação, hierarquia e relações de parentesco entre insetos, apresentando ao leitor uma síntese da complexidade existente nas sociedades estruturadas pelos insetos sociais.

Dentre os animais invertebrados, os insetos eussociais, representados pelas ordens Hymenoptera, Isoptera e Thysanoptera, ganham notoriedade quanto à complexidade das sociedades que formam, conseqüentemente, têm uma notável diversidade de interações com outras espécies, assumindo grande importância ecológica (NOWAK *et al.*, 2010).

A ordem Hymenoptera, objeto de estudo deste trabalho, é representada fundamentalmente por formigas, abelhas e vespas. As formigas estão restritas à família Formicidae, um táxon monofilético com origem no período Cretáceo e grande diversificação, sendo que todos seus representantes são eussociais (GRIMALDI & AGOSTI, 2000). Assim como os demais membros de sua ordem, as formigas apresentam a divisão em duas castas: reprodutiva (rainhas e machos) e operária, esta última por vezes dividida em maiores (popularmente: soldado) e menores (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). Formicidae é o grupo de insetos sociais com maior abundância, chegando ao exorbitante número de 10^{15} exemplares vivos. Quanto à diversidade, este grupo apresenta mais gêneros e espécies conhecidas que os demais grupos de insetos sociais somados (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). A diversidade de interações e comportamentos é igualmente rica, com inúmeras síndromes de parasitismo e

relações mutualísticas presentes. Sua dieta varia entre os hábitos alimentares de herbivoria e predação (WILLIAMS, 1964; RETTENMEYER, 2011).

Dentre as abelhas, apenas as tribos Apini e Meliponini, pertencentes à família Apidae, podem ser caracterizadas como eussociais. Nestes táxons, a diferença morfológica entre as castas reprodutiva e operária é evidente e concomitante com a divisão de função, tornando-as interdependentes e adaptadas à vida em colônia (MICHENER, 2007). Assim como as formigas, as abelhas são de importância ecológica imensurável e sua história evolutiva possui um forte vínculo com o táxon vegetal das Angiospermas (plantas com flores). Essa relação torna sua diversidade mais ampla em regiões tropicais, onde são consideradas as principais representantes da síndrome de polinização por insetos, a entomofilia (FENSTER *et al*, 2004; DANFORTH, 2007). Esta relação com as plantas concedeu às abelhas interesse econômico a partir da exploração de recursos gerados pelas colônias, como o mel, a cera e o própolis (BRADBPEAR, 2009). Além dos produtos das colônias, estratégias de manejo, como os caminhões de polinização (*en: pollination trucks*), são utilizados em plantações de amêndoas, melancias, melões dentre outras culturas, a fim de compensar o deficit de populações naturais de abelhas, gerado principalmente pela fragmentação de habitat por ação antrópica (BOHART, 1972).

As vespas, por sua vez, estão distribuídas nas demais famílias da ordem Hymenoptera e possuem grande diversidade quanto à sua organização social. As vespas eussociais são usualmente representadas pela família Vespidae (principalmente pelos gêneros *Polistes* e *Apoica*), de natureza monofilética, que também apresenta espécies solitárias (PICKETT & WENZEL, 2004). Como as abelhas, vespas formam ninhos complexos, estruturados por células de criação. A posição de rainha é conquistada e preservada principalmente através de manobras etológicas e hormonais, sendo que a cópula pode ocorrer com um ou mais machos de acordo com a espécie (EDWARDS, 1980). Este grupo, como os demais de sua ordem, assume nichos ecológicos relacionados principalmente à polinização de plantas, porém atua de forma muito relevante em níveis tróficos superiores como predadores (WEST-EBERHARD, 1969).

Devido à grande diversidade, ampla distribuição geográfica e amplitude de nicho, os insetos sociais desenvolveram inúmeros tipos de interações com os demais organismos em suas comunidades, dentre elas, destaca-se o parasitismo (TINAUT & RUANO, 1999). O parasitismo ocorre quando um organismo parasita vive intimamente associado com um (ou alguns) indivíduo(s) de outra(s) espécie(s), seu hospedeiro. Consequentemente, o parasita retira recursos de seu hospedeiro e o prejudica em relação à elevação da taxa de mortalidade, redução da natalidade, decréscimo da taxa de crescimento ou redução da capacidade de transporte (TOWNSEND et al, 2006).

Dentre as interações de parasitismo, a que apresenta maior complexidade é chamada de parasitismo social (TINAUT & RUANO, 1999). De modo geral, é caracterizada quando uma fêmea parasita entra em um ninho de uma espécie social e conquista a posição de rainha (WILSON, 1971). O parasitismo social é encontrado nas vespas e abelhas eussociais, nas formigas e nos cupins. No entanto, nas formigas, a diversidade de tipos e formas de parasitismo social é consideravelmente maior do que a encontrada em outros insetos eussociais (WILSON, 1971). Este tipo de relação é marcada pela constante pressão evolutiva tanto sobre o parasita quanto sobre o hospedeiro, de modo a aperfeiçoar suas estratégias e neutralizar as adaptações da espécie com a qual interagem (RICKLEFS, 2008).

O parasitismo social ocorre quando a relação parasita-hospedeiro se dá tanto entre duas espécies de insetos sociais quanto entre duas colônias de uma mesma espécie (BUSCHINGER, 1986). Devido ao convívio em colônias, consideradas superorganismos, estas colônias (o grupo de indivíduos) são concebidas no papel de parasita ou hospedeiro, e seu desempenho é alvo do processo de seleção natural em níveis múltiplos (WILSON & WILSON, 2008). Em escala social, a guerra entre parasita e hospedeiro é travada com estratégias muito complexas, que variam entre adaptações morfológicas, fisiológicas e etológicas (PIANKA, 2011). Como consequência das circunstâncias acima apresentadas, existem várias estratégias de parasitismo social que variam com relação aos comportamentos para manutenção do inquilinismo, parasitismo de trilhas de forrageio, sistemas escravagistas,

pilhagem de recursos alimentares e reprodutivos dentre outros (WILSON, 1971).

2. OBJETIVOS E JUSTIFICATIVA

Os dados sobre o parasitismo social nos insetos eussociais são encontrados na literatura científica de modo difuso, como consequência da fragmentação natural das questões científicas e seus objetos de estudo. Deste modo, o conjunto de informações para cada grupo torna-se ora redundante ora esparso, seja em relação ao comportamento de parasitismo ou à definição de conceitos.

Devido a isso, os objetivos do presente trabalho envolvem uma revisão teórica sobre o parasitismo social nos insetos eussociais e posteriormente, uma uniformização da nomenclatura usada com a finalidade de eliminar redundâncias e preservar a clareza do conhecimento sobre esta área de estudo. Desta forma, pretende-se com este estudo revisar a literatura científica em relação ao parasitismo social e propor uma classificação de suas síndromes por meio de conceitos que possam ser amplamente aplicados.

3. METODOLOGIA

Este trabalho de revisão foi estruturado sobre as seguintes etapas de produção, conforme sugerido por Rampazzo (2005):

Determinação do tema-problema-tese:

Esta etapa do trabalho consistiu na escolha do tema trabalhado, levando em consideração sua delimitação e individualidades; o problema a ser resolvido com a produção desta monografia, levando-se em consideração as limitações de amostra, análise e discussão; e, por fim, a tese proposta para a resolução do problema.

Levantamento da bibliografia referente ao tema:

Esta etapa do trabalho consistiu no levantamento e triagem genérica de livros texto e artigos científicos que apresentassem conteúdo relacionado ao tema selecionado: parasitismo social em Hymenoptera e Isoptera. Além disso foram compilados textos com conteúdo referente à assuntos base para este estudo como: sistemática e taxonomia de Hymenoptera e Isoptera, ecologia, evolução, etologia, evolução do comportamento social e ecologia evolutiva.

O levantamento bibliográfico foi realizado principalmente através de consultas à biblioteca pessoal do Professor Gabriel A. R. de Melo e de consultas via palavras-chave em portais de consulta acadêmica como: Google Acadêmico, Periódicos CAPES/MEC, Web of Science e The National Center for Biotechnology.

Leitura e documentação da bibliografia após a seleção:

Esta etapa do trabalho consistiu na leitura exploratória do material selecionado, sendo realizada uma triagem mais rigorosa quanto à atualização dos dados e concordância com os paradigmas científicos mais atuais para o tema. Nesta etapa também foram documentadas as informações relevantes encontradas nos livros texto e artigos consultados.

Construção lógica do trabalho:

Esta etapa do trabalho consistiu na estruturação da revisão propriamente dita, dividida em três etapas principais: (1) levantamento da ocorrência e formas de parasitismo social nas espécies eussociais de

Hymenoptera e Isoptera para a formulação das tabelas presentes neste trabalho; (2) apresentação dos grupos envolvidos e problemáticas ecológicas e evolutivas envolvidas no processo de parasitismo, que compõem os capítulos deste trabalho; e (3) análise e discussão.

Redação do texto:

Esta etapa do trabalho consistiu na redação do texto apresentado. Nesta etapa também foram realizadas as devidas correções e complementações ao trabalho.

4. O PARASITISMO SOCIAL EM HYMENOPTERA

a. Vespas

As vespas estão amplamente distribuídas pelo globo e estão presentes em todos os continentes (com exceção da Antártida), sendo que a maior diversidade é encontrada nas regiões tropicais, e estando ausentes apenas em latitudes extremas acima dos 60° (O'NEILL, 2001). Este grupo soma mais de 100.000 espécies assumindo uma grande diversidade de nichos, porém, se destacam pela grande capacidade de predação e pelo hábito parasitoide, amplamente difundido entre as vespas solitárias (QUICKE, 1997). Alguns, entretanto, como a família Agaonidae (vespas do figo), são polinizadores específicos e eficientes (RAMIREZ, 1974).

Assim como as abelhas e formigas, as vespas pertencem à subordem Apocrita, da ordem Hymenoptera. Porém, diferente dos outros dois primeiros grupos, elas formam um grupo parafilético, não natural, sendo consideradas vespas todas as famílias de Apocrita com exceção de Formicidae (formigas) e Apidae (abelhas) (JOHNSON *et al.*, 2013). Este grupo possui uma longa história evolutiva, com seus representantes fósseis mais antigos datados do período Jurássico, entre 161,2 e 199,6 milhões de anos (OBERPRIELER *et al.*, 2012; SHIH *et al.*, 2009).

Dentre as famílias deste grupo apenas três (Pompilidae, Crabronidae e Vespidae) apresentam o comportamento social em diferentes níveis, assim como nas abelhas, variando do simples compartilhamento de ninho, até o comportamento eussocial (WEST-EBERHARD, 1978). A evolução do comportamento social nestes grupos ocorreu de forma independente em pelo menos três ocasiões, embora alguns estudos sugiram que Pompilidae e Vespidae possuem um ancestral que já apresentava este comportamento (HUNT, 2007).

Uma das possíveis causas para o surgimento do comportamento social nas vespas é explicado pelo hábito da poliginia (várias rainhas que se reproduzem no mesmo ninho ou colônia, cada uma delas com um diferente macho), que pode ter gerado a agregação de fêmeas irmãs num mesmo ninho durante eventos reprodutivos e possivelmente gerou o compartilhamento do

ninho e recursos para as larvas, uma das características dos primeiros níveis de sociabilidade (TURILLAZZI & WEST-EBERHARD, 1996; WEST-EBERHARD, 1978). Esta situação ainda pode ter se desdobrado no sistema de castas das vespas, que diferentemente das abelhas e formigas – onde há variação morfológica de acordo com a função a ser exercida – age fundamentalmente pela supressão hormonal da rainha sobre as suas operárias, somado ao comportamento agressivo/defensivo para manutenção do posto (O'DONNELL, 1998). Esta ideia entra em conflito com a síntese da sociabilidade proposta por Wheeler (1923), que sugere que uma família matrifilial monogínica seria o ponto de chegada para esta corrida evolutiva, porém desconsidera a existência de saltos evolutivos durante este processo (WEST-EBERHARD, 1978).

O parasitismo social por sua vez, apresenta-se restrito apenas à família Vespidae, nas subfamílias Polistinae e Vespinae (ver quadro 1 – apêndice). Em Polistinae são registradas apenas três espécies parasitas sociais: *Polistes sulcifer*, *P. atrimandibularis* e *P. semenowi*. Juntamente com suas hospedeiras, também do gênero *Polistes*, elas formam um grupo monofilético (CERVO, 2006). O contrário ocorre nas quatro espécies parasitas sociais de Vespinae: *Vespula austriaca*, *Dolichovespula adulterina*, *D. omissa* e *D. arctica*, nas quais as espécies hospedeiras não representam as espécies irmãs (CARPENTER & PERERA, 2006). Estes dois contextos somados ao fato de *P. atrimandibularis* possuir vários hospedeiros, a ponto de ser considerada uma parasita generalista, levam a concluir que o comportamento de parasitismo social pode ter surgido tanto durante eventos de especiação simpátrica quanto durante eventos alopátricos (CERVO, 2006). Entretanto, a capacidade de exercer o parasitismo social tem origem monofilética visto que Polistinae e Vespinae são grupos irmãos, bem como os gêneros desta, *Vespula* e *Dolichovespula* (CARPENTER & PERERA, 2006). É fácil notar a importância da influência ambiental e a continuidade deste processo evolutivo nas vespas quando levamos em consideração a espécie *Vespula squamosa*, que é considerada uma parasita social facultativa, uma vez que apenas 15% de sua população total assume este comportamento; porém, quando são observadas apenas as populações no limite norte de sua distribuição (noroeste da Carolina do Norte e

Indiana, Estados Unidos), a espécie parece assumir comportamento estritamente parasita (MACDONALD & MATTHEWS, 1984).

As adaptações morfológicas presentes nas vespas parasitas seguem o mesmo caminho das abelhas: estruturas relacionadas ao combate estão geralmente mais acentuadas do que em suas respectivas hospedeiras; dessa forma, estruturas como coxas dianteiras mais robustas, pernas mais longas e mandíbulas mais robustas são frequentemente observadas (REED & AKRE, 1982; CERVO, 2006), como apresentado no “Quadro 1: Vespas parasitas sociais” (Apêndice).

Outro aspecto importante para as vespas parasitas são suas táticas de invasão do ninho e o momento de invasão. Ninhos invadidos precocemente podem facilmente ser abandonados pelas hospedeira, que optam pela fundação de um novo. Ninhos mais maduros tendem a apresentar maior resistência a invasão da fêmea parasita (CERVO, 2006). Como esta condição varia de espécie para espécie, cada parasita tende a adotar momentos distintos de invasão como em *D. adulterina* na qual a invasão ocorre antes da primeira eclosão de operárias. O contrário ocorre em *V. austriaca*, que invade o ninho da sua hospedeira logo após a eclosão das primeiras operárias (KIMSEY & CARPENTER, 2012).

Além do momento da invasão, o comportamento da invasora frente à rainha hospedeira é crucial, e a forma como o comportamento ocorre segue uma ordem evolutiva. Cervo (2006) hipotetiza que o comportamento agressivo, no qual a fêmea parasita invade o ninho e mata a rainha hospedeira (como ocorre em *V. austriaca* e *P. sulcifer*), é ancestral (AKRE, 1982; CERVO, 2006) e tende a evoluir para uma tática mais evasiva, onde a fêmea invasora fica neutra ou submissa num primeiro momento e vai assumindo controle do ninho com uma sucessão de comportamentos de dominância sobre a rainha hospedeira. Esta situação é ilustrada em *P. atrimandibularis* que invade o ninho e sofre grande pressão da rainha vigente sendo submissa até ser aceita no ninho, posteriormente ela assume o posto de rainha através de uma postura mais dominante, coabitando o ninho com a rainha deposta (CERVO, 2006).

A autora também sustenta que o comportamento de *P. semenowi* seria um elo entre estes passos evolutivos, já que a fêmea invasora age de forma agressiva durante a invasão; porém, é comum que ela coabite o ninho com a rainha deposta (CERVO, 2006). Uma situação semelhante pode ser observada em *D. adulterina*, que ao invadir o ninho hospedeiro assume comportamento evasivo, evitando a rainha e ajudando no cuidado da prole e do ninho e, num segundo momento, mata a rainha para assumir o ninho (AKRE, 1982). Esta tolerância, no primeiro momento, pode ser explicada por uma máscara química, visto que os membros de Apocrita compartilham a glândula de Dufour, utilizada para a comunicação química (ROSS, 1991). Para obter sucesso no parasitismo do ninho a vespa parasita deve realizar a oviposição no momento mais propício. A postura prematura pode resultar na detecção e eliminação dos ovos, já a postura tardia desencadeará uma eclosão tardia e pode gerar uma desvantagem para as larvas quanto ao cuidado parental exercido pelas hospedeiras (CERVO, 2006).

b. Abelhas

As abelhas podem ser facilmente diferenciadas dos demais Hymenoptera por seus hábitos alimentares, que consistem na coleta de néctar e pólen diretamente nas flores. Apesar da grande diferença morfológica em comparação aos outros membros da sua ordem, as abelhas possuem estreita relação com as vespas, com as quais integram a superfamília Apoidea (SILVEIRA, MELO & ALMEIDA, 2002). Melo (1999), por sua vez, sugere com base em análises filogenéticas, que dentre as quatro famílias de apoideas: Heterogynaidae, Ampulicidae, Sphecidae s. str. e Crabronidae, as abelhas seriam grupo-irmão de Crabronidae. Esta relação é evidenciada pelo compartilhamento de muitas características morfológicas e comportamentais entre os dois grupos, sugerindo ainda, um período relativamente longo de evolução antes da sua divergência (MELO, 1999). As características morfológicas que diferenciam os Apoidea das demais vespas aculeadas são: extensão do pronoto, através de um par de projeções látero-ventrais que circundam ventralmente o tórax, logo atrás das coxas anteriores; prepecto completamente fundido ao mesepisterno; fusão completa entre o meso e o

metatórax ao longo da porção ventral do tórax; e expansão póstero-medial do metapostnoto (SILVEIRA, MELO & ALMEIDA, 2002)

As abelhas descritas e classificadas correspondem a aproximadamente 17.533 espécies, distribuídas em 443 gêneros (MICHENER, 2007). A monofilia do grupo, por sua vez, é fortemente sustentada com base nas sinapomorfias descritas por Michener (2007): consumo de pólen por larvas e fêmeas adultas; presença de pelos ramificados, frequentemente plumosos; basitarso posterior mais largo que os tarsômeros seguintes e presença de placa basitibial. Além das características acima citadas, estudos moleculares corroboram a origem das abelhas através de um único ancestral. (CARDINAL & DANFORTH, 2013; DANFORTH *et al.*, 2006). A hipótese mais aceita para a origem das abelhas, é que elas tenham surgido concomitante às angiospermas, na metade da época do Cretáceo inferior, há cerca de 125 milhões de anos atrás (CARDINAL & DANFORTH, 2013; DANFORTH *et al.*, 2006). Não obstante, o registro fóssil mais antigo do grupo é proveniente de uma jazida de âmbar em Kinkora, New Jersey, datado do Daniano, no Paleoceno (65 milhões de anos atrás). Trata-se de um meliponíneo, *Cretotrigona prisca* (MICHENER & GRIMALDI 1988), sistematicamente colocado ao lado do gênero vivente *Dactylurina* (ENGEL, 2000). Outra espécie fóssil recentemente descoberta, *Melittosphex burmensis*, pode representar o elo entre as vespas e abelhas. O exemplar foi datado do Albiano Superior (cerca de 100 milhões de anos atrás) do período Cretáceo Inferior, extraído de uma mina de âmbar no Vale Hukawng, estado de Kachin, Myanmar (POINAR, 2006). Estudos recentes ainda sugerem que a diversificação das abelhas aconteceu quase que concomitante com a era das eudicotiledônias (Cretáceo Inferior), que correspondem a 75% das espécies de Angiosperma (CARDINAL, 2013).

A relação com as angiospermas pode ter se tornado mais robusta com o surgimento do comportamento social nos insetos – sendo que aproximadamente 10% das espécies de Apoidea são consideradas sociais (BOHART, 1970). Isso pode ser resultado da presença de uma casta especializada em forrageio – além de cuidados com a prole e ninho – como são as operárias, que fornecem ao ninho, maior eficiência na coleta e armazenamento do alimento (MICHENER, 1974). Esta maior eficiência ganha

ainda mais importância quando a principal fonte de proteína das abelhas, o pólen, é limitada por uma forte sazonalidade, gerada pelos períodos de florações das angiospermas. Logo, grupos sociais se apresentam aptos a ocupar habitats hostis, com distribuição desigual – temporal ou espacial – de alimento, uma vez que conseguem estocar um grande volume de recurso alimentar com curtos, porém intensos, períodos de forrageio (DAVIES & KREBS, 2012; MICHENER, 2007).

Por outro lado, a origem do comportamento eussocial (isto é, um alto grau de sociabilidade) nas abelhas é bastante discutida, mas acredita-se com base em um registro fóssil de abelha corbiculada, um meliponíneo, do Cretáceo Superior, que este comportamento seja relativamente antigo nas abelhas (MICHENER & GRIMALDI, 1988). A origem única do comportamento social em abelhas foi, a princípio, assegurada por estudos filogenéticos realizados por Engel (2001); porém, estudos mais recentes, com base em dados moleculares, realizados por Cardinal & Danforth (2011) mostram que o comportamento eussocial surgiu independentemente nas abelhas melíferas e nas abelhas sem ferrão, a partir de um ancestral pré-eussocial, o que pode ter desencadeado diferenças substanciais nos detalhes da vida social destes dois grupos (CARDINAL & DANFORTH, 2011).

Uma das consequências mais interessantes do comportamento social e alvo de estudo deste trabalho é o parasitismo social, que pode ser encontrado nas tribos de abelhas Allodapini e Bombini, como descrito no “Quadro 2: abelhas parasitas sociais” (Apêndice). Esta relação ecológica gera uma série de adaptações que são evidentes nas espécies parasitas, que geralmente apresentam características morfológicas diferentes de abelhas não parasitas (BOHART, 1970). As parasitas sociais, em geral, sofrem redução ou perda do aparato coletor de pólen, corbículas ou escopas, além da redução da probóscide, um órgão utilizado na coleta de néctar (MICHENER, 2007). Uma consequência comportamental amplamente relatada é que as espécies parasitas não visitam flores para se alimentar e são coletadas quase que exclusivamente em ninhos das espécies hospedeiras (MICHENER, 2007).

O parasitismo social nas abelhas pode ocorrer de várias formas, mas em geral segue um padrão onde a fêmea de uma espécie parasita invade um

ninho de um hospedeiro, substituindo sua rainha e controlando suas operárias (MICHENER, 2007). Desta maneira, as operárias passam a trabalhar para a manutenção do ninho e para o cuidado parental da prole da rainha parasita (BOHART, 1970; MICHENER, 2007). Ao contrário das formigas, existem poucas espécies de abelhas que são parasitas sociais, visto que a maioria das abelhas parasíticas são cleptoparasitas ou pilhadoras. Dentre as parasitas sociais destaca-se o subgênero *Bombus* (*Psithyrus*) formado somente por espécies parasitas e o gênero *Braunsapis* que apresenta uma diversidade de espécies parasitas distribuídas na África e Oceania (MICHENER, 2007).

Outro ponto importante a ser analisado é a linha tênue que delimita o comportamento parasita, que muitas vezes pode ser confundido com o saque de uma colônia, o que ocorre com frequência no grupo das abelhas. O comportamento pilhador é comum em Meliponini e Apini e ocorre tanto interespecificamente quanto intraespecificamente. A pilhagem de recursos parece ocorrer com maior frequência em colônias enfraquecidas que estão mais suscetíveis a ataques (MICHENER, 2007; WCISLO, 1987). Em Meliponini, os gêneros neotropicais *Lestrimelitta* e *Trichotrigona* e o africano *Cleptotrigona* são especializados no roubo de recursos de outras espécies de Meliponini. Apesar de seus indivíduos possuírem ninhos, eles obtêm alimento através do roubo de recursos e não diretamente nas flores como outras abelhas. Como consequência, as espécies pilhadoras de Meliponini não possuem corbícula para o transporte de pólen (MICHENER, 2007), embora seja relatado que a tíbia de *Lestrimelitta limao* seja capaz de carregar pólen (ZUBEN & NUNES, 2014). As hipóteses atuais sugerem que os gêneros de meliponíneos com comportamento pilhador evoluíram de ancestrais que coletavam pólen nas flores (MICHENER, 2007; RASMUSSEN & CAMERON, 2010).

Michener (2007) distingue as abelhas pilhadoras ou ladras das abelhas parasitas, que são divididas em dois grupos: parasitas sociais e cleptoparasitas. Já Wilson (1971) trata o gênero *Lestrimellita*, formado por abelhas ladras, como uma forma de parasitismo social, uma vez que as espécies eussociais do gênero roubam alimento de espécies também eussociais. Porém, Wilson afirma que o parasitismo social verdadeiro, em que

uma fêmea intrusa passa a fazer parte da sociedade da espécie hospedeira, está limitado a dois grupos de abelhas: Allodapini e em *Bombus* (Apinae). No caso destes grupos, os parasitas estão filogeneticamente relacionados com seus hospedeiros. Wilson (1971) aborda, ainda, que a evolução do parasitismo em *Lestrimellita* pode ter surgido a partir da fixação do comportamento parasítico, uma vez que tanto em espécies de *Apis* quanto em outras espécies de meliponíneos não parasitas é observado o comportamento de roubo de alimentos, seja ele interespecífico ou intraespecífico. Desta forma, *Lestrimellita* adotou exclusivamente o comportamento de roubo, tendo perdido de forma secundária as estruturas morfológicas para a coleta de pólen nas flores.

A origem do parasitismo social ocorreu de forma independente nas tribos Bombini e Allodapini. Em Bombini, todos os representantes, exceto as espécies parasitas sociais, geram colônias eussociais, geralmente anuais, fundadas por uma potencial rainha que inicia seu ciclo de forma subsocial (MICHENER, 2007). Nas representantes parasitas sociais, especialmente do subgênero *Psithyrus*, as fêmeas não apresentam as estruturas de manuseio e coleta de pólen. Além disso, o ápice do metassoma é pontiagudo e curvado para baixo, abrigando um poderoso ferrão. Entretanto, a característica mais marcante é a ausência de uma casta de operárias, compatível ao modo de vida parasita (PRYS-JONES, 1987; MICHENER, 2007). Outras espécies como *B. (Alpinobombus) arcticus* e *B. (Thoracobombus) inexpectatus*, também são parasitas sociais e, assim como *Psithyrus*, não apresentam a casta operária; porém, suas estruturas de coleta e manuseio se apresentam reduzidas, mas nunca inexistentes (MICHENER, 2007). Ainda existem algumas dúvidas quanto à origem do subgênero *Psithyrus*, porém, estudos filogenéticos (WILLIAMS, 1994) apresentam evidências sólidas de que trata-se de um grupo monofilético. Além disso, o cabograma gerado no estudo de Williams (1994), mostra que comportamento de parasitismo social em de *Bombus* surgiu em ancestrais que já apresentavam comportamento eussocial (MICHENER, 2007).

Em Allodapini existem aproximadamente dez espécies que apresentam o comportamento de parasitismo social e a origem deste comportamento parece ter surgido independentemente a partir de ancestrais não parasitas. Ao todo são indicadas onze origens para este comportamento, porém, em nenhum

clado houve uma especiação tão intensa a ponto de gerar uma linhagem completamente parasita, como ocorre com *Psithyrus*. Entretanto, para as espécies irmãs dos gêneros *Eucondylops* e *Exoneura* (*Inquilina*) e para as similares de *Brausapis breviceps*, parece haver um ancestral que já apresentava comportamento parasitário (MICHENER, 2007).

Cabe ressaltar que a tribo Halictini apresenta vários graus de comportamento social, desencadeando uma série de comportamentos intermediários entre pilhagem, parasitismo social e cleptoparasitismo, tornando esta classificação mais complexa e imprecisa que para os demais grupos (MICHENER, 2007). Michener (2007) também destaca que exemplares dos gêneros *Sphecodes*, *Microsphecodes* e *Lassioglossum* (*Dialictus*) já foram coletados em ninhos de hospedeiros, e *Sphecodes* em geral, apresenta um comportamento mais semelhante ao de parasitismo social do que de cleptoparasitismo.

c. Formigas

As formigas, restritas à família Formicidae, formam um táxon monofilético com origem e grande diversificação no período Cretáceo, sendo o único grande grupo de Hymenoptera em que todos representantes apresentam o comportamento eussocial (GRIMALDI & AGOSTI, 2000). São facilmente diferenciadas dos demais membros da sua ordem por apresentarem antenas geniculadas, uma forte constrição no segundo segmento do abdome, formando um pecíolo, e uma glândula metapleurar secretora de fluido antibiótico (BOLTON, 2003). Fósseis preservados em âmbar, coletados em New Jersey, Estados Unidos, sugerem que o táxon já habitava o planeta por volta de 92 milhões de anos atrás, no Turoniano (AGOSTI *et al.*, 1998). Com a descoberta de fósseis mais antigos, a origem das formigas, assim como das abelhas e vespas, tem sido empurrada para trás no tempo. Das 21 subfamílias viventes, 16 apresentam registros que datam do final do Cretáceo – cerca de 80 milhões de anos atrás (NEL *et al.*, 2004; MOREAU & BELL, 2013). A ausência de registros antes do Albiano (100 milhões de anos atrás) pode ser justificada pela escassez de sítios paleontológicos de insetos para esta idade do Cretáceo. Isto representaria, então, um viés paleontológico, e não necessariamente a ausência das formigas nas idades mais remotas do Cretáceo (MOREAU &

BELL, 2013). Análises filogenômicas propõem que, além de surgirem a partir um ancestral comum com as vespas aculeadas, a família Formicidae é o irmão da superfamília Apoidea – que inclui as vespas apoideas e as abelhas (JOHNSON *et al.*, 2013).

Assim como os demais integrantes da ordem Hymenoptera, Formicidae apresenta uma ampla distribuição geográfica, estando presente em virtualmente todo o planeta. Sua ausência – assim como nas vespas e abelhas – é observada apenas na Antártida e em algumas ilhas oceânicas (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). Este grupo também é expressivo em relação à sua abundância e biomassa. Estima-se que existam entre 10^{15} e 10^{16} indivíduos vivos distribuídos entre 13 mil espécies (HÖLLDOBLER & WILSON, 2009) – outros autores sugerem, ainda, que esse número pode ultrapassar as 20 mil espécies (LUCKY *et al.*, 2013) que chegam a representar, em média, 25% da biomassa continental nos trópicos, valor superior à massa de vertebrados nesta região (SCHULTZ, 2000). Com relação à diversidade, este grupo apresenta mais gêneros e espécies conhecidas que os demais grupos de insetos sociais somados (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). Apesar das diferentes espécies apresentarem uma grande diversidade quanto às táticas de forrageio, os recursos alimentares capturados para composição da dieta possuem uma certa restrição, onde os recursos mais visados pelas colônias são: pequenas presas, melato produzido por hemípteros (*honeydew*), insetos mortos de pequeno e grande porte, sementes e néctar extrafloral (LANAN, 2014).

A origem do comportamento social em Formicidae é muito debatida e existe uma lacuna entre o conhecimento sobre o comportamento social das formigas e de seus parentes mais próximos (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). Uma das hipóteses que explica esta origem é baseada numa escala de 13 passos evolutivos, proposta por Howard E. Evans (1958), que apresenta a rota do comportamento subsocial até o comportamento eussocial. West-Eberhard (1978) defende que esta via é consistente para explicar a origem da eussocialidade nas vespas e complementa com a hipótese do grupo familiar poligínico, onde um grupo de fundadoras com grau de parentesco alto (irmãs e primas) se aglomera para eventos reprodutivos (HÖLLDOBLER & WILSON,

1990). Posteriormente, o comportamento mutualístico e a reprodução coletiva é substituída por um matriarcado no qual existem apenas algumas fêmeas reprodutivas, permitindo, a longo prazo, que uma casta de fêmeas não reprodutivas surja e seja fixada (WEST-EBERHARD, 1978). Análises cladísticas realizadas por Carpenter (1989) confrontam morfologia e etologia e seus resultados sustentam a teoria proposta West-Eberhard. Dessa forma, é possível que o ancestral tenha seguido esta rota evolutiva, então herdada do ancestral direto de Formicidae (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). Uma evidência apontada por Hölldobler & Taylor (1983, apud HÖLLDOBLER & WILSON, 1990) é que grupos antes considerados basais (realocados na filogenia por sugestão de estudos realizados por Brady *et al.* (2006)) como *Amblyopone* (Amblyoponinae), *Myrmecia* (Myrmeciinae) e *Nothomyrmecia* (Myrmeciinae), podem ser enquadrados no 13º degrau da escala de Evans, compartilhando, inclusive, algumas características mais basais com as vespas – por exemplo *Nothomyrmecia macrops* (Myrmeciinae) que eventualmente funda o ninho de forma coletiva, mas quando desenvolvido, o ninho possui apenas uma rainha (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990).

O parasitismo social nas formigas se apresenta de forma muito diversa e não existem dúvidas de que é neste grupo que o comportamento está mais difundido. Na família são conhecidas mais de 200 espécies parasitas distribuídas em 16 das 21 subfamílias – ver Apêndice 1 de Buschinger (2009) e tabela 12-1 em “the kinds of social parasitism in ants”, p. 437 (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990), mais concentradas em Myrmicinae e Formicinae (BUSCHINGER, 1986). Em faunas bem conhecidas, como a da Suíça, um terço das espécies de formigas (cerca de 110) é considerado parasita. Visualizando padrões como este, Wilson (1984) previu que este número poderia aumentar de forma exorbitante, principalmente quando mais estudos fossem realizados nas regiões tropicais (BUSCHINGER, 1986).

Esta grande diversidade e distribuição do parasitismo social em formigas gera uma série de conflitos com relação à classificação e adoção de uma terminologia adequada. Solucionando parcialmente este problema, Buschinger (2009) compôs uma revisão na qual divide o parasitismo social obrigatório nas

formigas em quatro categorias: (1) xenobiose; (2) parasitismo temporário; (3) dulose; e (4) inquilinismo.

A xenobiose é o tipo de parasitismo social mais peculiar dos citados. Diferente do que ocorre nos outros três tipos, onde a espécie hospedeira realiza o cuidado parental da prole parasita, aqui, a dependência do hospedeiro se restringe à nutrição e proteção.

A espécie parasita também pode construir seu próprio ninho, de tamanho reduzido, dentro do ninho hospedeiro, porém bem isolado das câmaras de cria do hospedeiro, como ocorre com espécies do gênero *Fomicoxenus* (Myrmicinae). Desta forma, a espécie invasora cuida da sua própria prole, mas é dependente da nutrição pela hospedeira uma vez que elas obtêm o alimento através de trofalaxia ou ainda participam da trofalaxia entre duas operárias da espécie parasitada (BUSCHINGER, 2009). Outra evidência desta dependência é que os ninhos parasitas não sobrevivem por muito tempo quando não conectados ao hospedeiro (BUSCHINGER, 2009).

Esta variedade de parasitismo social pode ser encontrada em três gêneros de formigas: *Fomicoxenus* (Myrmicinae), *Polyrhachis* (Formicinae) e, possivelmente, em *Megalomyrmex* (Myrmicinae), entretanto não existe relação filogenética entre parasitas e hospedeiros que podem inclusive pertencer a diferentes subfamílias. Wilson (1971, apud BUSCHINGER, 2009) defende que esta forma de parasitismo é provavelmente a precursora do inquilinismo e representa uma interface entre simbiose e parasitismo.

No parasitismo temporário a associação parasitária ocorre de forma efêmera, apenas durante a fase de fundação de novas colônias por fêmeas jovens. Após o voo nupcial e inseminação, a rainha parasita invade a colônia hospedeira e substitui a rainha vigente, por vezes decapitando-a, e assumindo uma postura agressiva a fim de ser aceita pelas operárias (BUSCHINGER, 2009). Evidências também apontam que semelhanças entre o perfil químico da invasora e da hospedeira são essenciais para a tolerância durante os primeiros momentos da invasão (LENOIR *et al.*, 2001). Uma vez postos, os ovos parasitas recebem cuidado parental das hospedeiras e dão origem a novas operárias não parasitas. Assim, de forma gradual, a colônia se torna pura,

apenas com membros da espécie parasita. Isto torna a “nova” colônia capaz de viver e se expandir tanto quanto as colônias originais, gerando inúmeros indivíduos reprodutores (BUSCHINGER, 2009).

A ocorrência do parasitismo temporário é bem registrada em Formicinae, no gênero *Lasius*, e em *Formica rufa* e no subgênero *Formica* (*Coptoformica*) (Formicinae). Este comportamento também é especulado para a subfamília Myrmicinae em espécies do gênero *Myrmica* e *Solenopsis*, porém, no último caso esta é uma inferência delicada visto que as espécies relacionadas não são do mesmo gênero, não seguindo a regra de Emery (melhor discutida adiante), que parece valer dentro desta categoria de parasitismo (WILSON & REGNIER, 1971; BUSCHINGER, 2009).

A dulse, também chamada parasitismo permanente com escravidão, é a terceira categoria de parasitismo social em formigas, e basicamente ocorre quando a fêmea escravagista invade o ninho hospedeiro e mata sua rainha. Posteriormente, a invasora toma o controle de suas operárias e/ou prole, utilizando seu trabalho para obtenção de alimento, proteção e cuidado da prole parasita (BUSCHINGER, 2009). Existe uma grande diversidade de táticas escravagistas que podem variar em diversos aspectos, como invasões mais furtivas ou invasões mais violentas. Podem ocorrer invasões com a eliminação ou não da casta de operária já adulta; invasão completa do ninho ou simplesmente um saque para sequestro de pupas e larvas (D'ETTORRE & HEINZE, 2001). Entretanto, alguns aspectos, como o assassinato da rainha vigente e a geração de uma prole escravagista parecem ser compartilhados por todas as formigas que assumem este comportamento (BEIBL, 2005).

Assim como nas demais situações de parasitismo, a espécie escravagista é amplamente dependente de sua hospedeira ao longo do seu ciclo de vida, principalmente por serem incapazes de construir ninhos e de forragear para alimentar suas larvas, visto que, quando presentes, as operárias são responsáveis apenas pelo aliciamento de novas escravas (BEIBL, 2005; BUSCHINGER, 2009). Em contrapartida, estas espécies são dotadas de adaptações que lhes fornecem vantagem durante o combate de invasão e para a submissão das escravas. A presença de mandíbulas robustas e perfurantes, pernas mais longas e ferrões potentes evidenciam isso. Outras características,

como a secreção de substâncias “propaganda”, ainda propiciam maior tolerância e furtividade (BUSCHINGER, 2009).

É notável que o sistema escravagista não seja único da espécie humana, mas também adotado por formigas – porém, neste caso, com um viés orgânico e não social-racial, no qual se estima que aproximadamente 35 espécies assumam este comportamento (WILSON, 1975a). Estas espécies estão distribuídas nas subfamílias Myrmicinae e Formicinae, nas quais o comportamento parece ter surgido independentemente em nove momentos. Estudos filogenéticos com base em dados moleculares confirmam pelo menos seis destas origens (BEIBL, 2005). Experimentos realizados em laboratório sugerem a existência de uma versão primitiva do comportamento de dulose, exercido por espécies do gênero *Leptothorax* (Myrmicinae) que possuem características pré-adaptativas, compartilhadas com outras espécies de vida livre e características pós-adaptativas, semelhantes às de espécies parasitas. As espécies analisadas quando postas frente a estímulos interespecíficos e intraespecíficos se mostraram predispostas e aptas a dominar os ninhos mais frágeis, escravizando suas operárias (WILSON, 1975b).

A última categoria de parasitismo social obrigatório presente nas formigas é o inquilinismo, também conhecido como parasitismo permanente sem escravidão, sendo a síndrome mais comum dentro do grupo (BUSCHINGER, 2009). Diferentemente do que ocorre na dulose, a espécie parasita não apresenta uma casta operária, deixando a fêmea livre para investir toda sua energia em reprodução. Entretanto, a característica mais contrastante é a coexistência entre parasita e hospedeira na relação de inquilinismo (MASCHWITZ *et al.*, 2000; BUSCHINGER, 2009). Ocasionalmente, as inquilinas podem ser divididas em rainhas-tolerantes e rainhas-intolerantes, porém, estas últimas representam uma fração inexpressiva do grupo. Algumas peculiaridades, como a ocupação exclusiva de ninhos órfãos, podem ser observadas em *Anergates atratulus* (Myrmicinae) (BUSCHINGER, 2009).

As adaptações para o hábito inquilino são fundamentalmente morfológicas e químicas. As inquilinas geralmente possuem sua morfologia externa muito semelhante às de suas hospedeiras e seu perfil químico de hidrocarbonetos cuticulares é igualmente semelhante (BOURKE & FRANKS,

1991). Estas semelhanças entre parasita/hospedeiro sugerem uma radiação adaptativa das espécies, induzindo a hipótese de especiação simpátrica (BUSCHINGER, 1990), o que vai de acordo com o fato de que a grande maioria das inquilinas são parentes muito próximos de suas hospedeiras, frequentemente pertencendo ao mesmo gênero (BUSCHINGER, 2009). Não obstante, alguns estudos revelam que a relação de inquilinismo pode ocorrer entre espécies pouco relacionadas, inclusive de subfamílias distintas (MASCHWITZ, 2000).

5. DISCUSSÃO

a. Distribuição geográfica e posição filogenética das espécies parasitas sociais

Um dos padrões mais evidentes e interessantes que pôde ser notado com a realização desta revisão foi a distribuição geográfica das espécies que desempenham o parasitismo social. Independentemente do grupo de ocorrência, existe uma tendência das espécies estarem localizadas nas regiões Paleártica e Neártica.

No grupo das vespas, as espécies parasitas sociais do gênero *Polistes* (Polistinae) apresentam um viés ainda mais forte, estando quase restritas ao entorno do Mar Mediterrâneo, também ocorrendo nos arredores do Mar Cáspio (CERVO, 2006). As demais vespas parasitas sociais da subfamília Vespinae possuem uma distribuição um pouco mais ampla, porém, restritas às regiões árticas (CARPENTER & PERERA, 2006).

A distribuição de abelhas parasitas sociais também se concentra em áreas temperadas, porém não árticas. A maioria dos casos de parasitismo social em abelhas, consultados neste trabalho, foi reportada por Charles D. Michener em estudos realizados na África do Sul, sudeste da Ásia e Austrália (MICHENER, 1961; MICHENER, 1970; MICHENER *et al.*, 2003). É notável que a ocorrência do parasitismo social nas abelhas seja restrita à família Apidae, onde é mais recorrente nas subfamílias Xylocopinae – em especial no gênero *Braunsapis* (presente no Sul da África e Oceania), e Apinae, que conta com um subgênero paleártico estritamente parasita social, *Bombus* (*Psithyrus*) (MICHENER, 2007). A presença de espécies parasitas na subfamília Halictinae (Halictidae) também é especulada por Michener (2007). Entretanto, alguns dos relatos de parasitismo social levantados pelo autor são baseados fundamentalmente na presença do parasita no ninho hospedeiro. Estas inferências vêm geralmente acompanhadas de evidências que mostram reduções ou perdas de estruturas morfológicas utilizadas para o forrageio e por estudos sistemáticos que colocam as espécies especuladas ao lado de espécies sabidamente parasitas sociais, caso de espécies como *Allodape greatheadi*, *Allodapula guillarmodi*, *Braunsapis associata*, todas da subfamília Xylocopinae (MICHENER, 1961; MICHENER, 1970). É importante ressaltar

que, mesmo com estas fortes evidências morfológicas, alguns destes casos podem não corresponder ao parasitismo social e a presença das potenciais parasitas nos ninhos hospedeiros pode caracterizar outro tipo de interação ou ainda outro passo evolutivo desta categoria de parasitismo, fazendo-se necessários estudos mais aprofundados sobre comportamento e interações ecológicas destas espécies.

Em Formicidae, a ocorrência do parasitismo social é ampla e está presente em grande parte das subfamílias. Não obstante, a distribuição do parasitismo social nas subfamílias é fortemente desigual, como já mencionado, havendo uma grande concentração de espécies parasitas nas subfamílias Myrmicinae e Formicinae (BUSCHINGER, 2009). Estes dois grupos, por sua vez, são cosmopolitas e apresentam uma grande diversidade de gêneros e espécies nos trópicos, sendo mais abundantes na Oceania, sudeste da Ásia e nas Américas (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). Esta grande concentração nos trópicos foi um dos fatores que levou Wilson (1984) a deduzir que o número de espécies parasitas sociais nesta região aumentaria exorbitantemente conforme sua fauna fosse mais bem estudada. Porém, ao contrário do que ele previa, as espécies parasitas sociais, mesmo as pertencentes a estas duas subfamílias, estão concentradas em regiões temperadas, especialmente em ambientes hostis como montanhas geladas e áreas áridas (WCISLO, 1987). Um estudo realizado por Kutter (1969, apud WCISLO, 1987) estima que das espécies parasitas sociais de formigas, cerca de 56% são Neárticas, 27% Paleárticas e os 17% restantes estão distribuídas pelo restante do globo.

Observando os três grupos (vespas, abelhas e formigas) separadamente, pode-se notar que a distribuição geográfica do parasitismo social segue um viés longitudinal, isto é, sua ocorrência se dá essencialmente em longitudes maiores que 20°N e 20°S. Uma das características mais marcantes das regiões subtropicais e temperadas é a forte distinção entre as estações, diferente do que ocorre na região tropical (STRAHLER & STRAHLER, 2001). Esta distinção visível, e por vezes abrupta, entre as estações, geralmente tem como desdobramento uma “sazonalidade ambiental”, onde alterações climáticas como temperatura, pluviosidade e incidência solar

afetam diretamente o ciclo de vida dos elementos bióticos do sistema, desencadeando uma flutuação significativa na disponibilidade de recursos alimentares e reprodutivos ao longo do ano (RICKLEFS, 2008). Esta flutuação, por sua vez, pode representar uma pressão de seleção, eliminando aqueles indivíduos que não apresentam adaptações, não sendo capazes de responder às alterações climáticas (BOYCE, 1979). Se levarmos em conta o conceito de superorganismo, onde cada colônia se comporta como um indivíduo, então teremos uma seleção em multinível (WILSON & WILSON, 2008), possivelmente desencadeando mudanças comportamentais e morfológicas drásticas, como é visível nas espécies parasitas sociais. Segundo Wcislo (1987), esta pressão gerada pela variação sazonal faz com que as espécies mais fragilizadas pela mudança busquem alternativas na hora de obter recursos, que para os insetos sociais se resumem principalmente em recursos alimentares e para a construção do ninho. Dessa forma, um dos caminhos alternativos seria o parasitismo social (WCISLO, 1987). Este ponto de vista se opõe drasticamente à hipótese de Wilson (1984), visto que este tipo de pressão seletiva é rara em ambientes tropicais.

Não há dúvida que as variações ambientais compõem uma variável influente na evolução do comportamento parasita e, mais do que isso, esta pode ser uma das chaves para se entender a transição do comportamento parasita facultativo para o comportamento parasita obrigatório. Esta inferência é justificada pela existência de comportamentos transitórios, como é o caso da vespa norte americana *Vespula squamosa* (Vespinae). Esta espécie ocorre da região central do México à região central dos Estados Unidos, e é tida como parasita social facultativa das espécies *V. vidua* e *V. maculifrons* (MACDONALD & MATTHEWS, 1984). Considerando a população total, em sua ampla distribuição, 15% dos ninhos são fundados de forma independente. Entretanto, quando analisado apenas o extremo norte de sua distribuição, isto é, já em região temperada, a espécie só é encontrada em ninhos hospedeiros, sendo que aproximadamente 100% dos ninhos de *V. vidua* apresentam a invasora (MACDONALD & MATTHEWS, 1975).

Por fim, é evidente que existe um viés filogenético muito forte e restritivo que limita a distribuição biogeográfica das espécies parasitas sociais,

principalmente em relação às vespas e abelhas restritas a poucas subfamílias. Porém, a pressão ambiental gerada pela sazonalidade também é intensa, sendo uma possível moduladora deste comportamento. No Hemisfério Sul, especialmente na América, são poucas/nenhuma (não se tem conhecimento preciso desses dados) as espécies consideradas parasitas sociais, o que pode ser retrato de uma fauna pouco estudada e não da ausência completa deste tipo de parasitismo. Diferentemente do que propôs Wilson (1984), suponho que as regiões temperadas da América do Sul, as quais também apresentam uma forte sazonalidade, como é o caso da Patagônia, tenham espécies parasitas sociais, talvez num número significativo, assim como ocorre na África do Sul e Oceania.

b. A regra de Emery e as origens do parasitismo social

A regra de Emery é, no sentido mais estrito, uma generalização que afirma que as espécies parasitas sociais e suas respectivas hospedeiras compartilham um ancestral comum, sendo, então, espécies irmãs. Por outro lado, numa releitura mais moderna e ampla da regra de Emery a relação parasita-hospedeiro pode ocorrer entre duas espécies próximas filogeneticamente, não necessariamente espécies irmãs (WILSON, 1971). De forma geral, as duas versões da regra são bastante válidas quando olhamos as diversas interações de parasitismo social.

Em vespas, as três espécies de Polistinae do gênero *Polistes*, que desempenham o parasitismo social (*P. sulcifer*, *P. semenowi* e *P. atrimandibularis*) pertencem a um clado, grupo irmão de uma parte de suas hospedeiras, sendo as *Polistes* europeias um grupo monofilético (CERVO, 2006). Logo, no gênero *Polistes*, temos apenas uma origem para o parasitismo social e sua ocorrência se enquadra na regra de Emery em seu sentido mais amplo, uma vez que todas as espécies envolvidas são próximas filogeneticamente. Uma situação muito semelhante pode ser observada nas parasitas sociais do gênero *Dolichovespula* (Vespinae). As espécies irmãs *D. adulterina* e *D. omissa*, compartilham características morfológicas e ausência de casta operária (CARPENTER & PERERA, 2006). A terceira parasita do gênero, *D. arctica*, por sua vez, foi por muito tempo considerada um sinônimo de *D. adulterina*, sendo reiterada como espécie recentemente (KIMSEY &

CARPENTER, 2012). Neste caso, todas as hospedeiras também pertencem ao gênero *Dolichovespula*, sendo que *D. adulterina* e *D. arctica* são relatadas como parasitas de diferentes espécies ao longo de sua distribuição.

Nas abelhas, as duas flexões da regra de Emery podem ser encontradas, especialmente na tribo Allodapini (Xylocopinae). Quando observamos o gênero *Braunsapis* podemos notar que todas as espécies parasitas sociais invadem ninhos de espécies do mesmo gênero, às vezes parasitando mais de uma espécie, como no caso de *B. breviceps* (REYES & MICHENER, 1990; MICHENER, 2007). No caso dos gêneros *Eucondylops* e *Exoneura* (*Inquilina*), as espécies parasitas são mais relacionadas entre si do que com suas hospedeiras, como ocorre nas vespas, devido a isso foram alocadas em um táxon diferente de suas hospedeiras (MICHENER, 1965; MICHENER, 1970). Já em *Bombus* (Apinae) podemos notar que a regra de Emery se aplica somente em sua abordagem mais ampla, uma vez que temos um subgênero totalmente representado por parasitas sociais, *B. (Psithyrus)*, que parasita fundamentalmente qualquer outra espécie do seu gênero que esteja em sua área de distribuição. Em alguns casos, o parasitismo se torna um pouco mais específico, como é caso de *B. (Alpinobombus) arcticus* que possui um único hospedeiro do mesmo subgênero e *B. (Thoracobombus) inexpectatus*, capaz de parasitar as demais espécies do seu subgênero.

Quando analisamos as formigas e os diferentes tipos de parasitismo social que ocorrem no grupo podemos ver um grande contraste em relação à validade da regra de Emery. No caso da xenobiose (onde a espécie parasita constrói seu próprio ninho dentro do ninho hospedeiro), como regra geral, as envolvidas são pouco relacionadas filogeneticamente, não havendo aplicabilidade para regra de Emery. Essa disparidade é explicada pelo fato da xenobiose ser usualmente classificada como uma síndrome dentro das associações de “ninhos compostos”, junto à plesiobiose, cleptobiose, lestobiose e parabiose. (BUSCHINGER, 2009).

Entre os parasitismos regulares, a regra de Emery, em seu sentido mais amplo é bem representada. No parasitismo temporário, grande parte das interações relatadas ocorre entre espécies do mesmo gênero. As “exceções”, ainda assim, ocorre entre espécies de gêneros próximos, como por exemplo a

interação entre a parasita *Bothriomyrmex decapitans* e suas hospedeiras do gênero *Tapinoma*, todos da subfamília Dolichoderinae (BUSCHINGER, 2009). Este contexto é semelhante ao encontrado na dulose e no inquilinismo. As espécies que desempenham o comportamento de dulose são frequentemente próximas filogeneticamente de suas hospedeiras, sendo por vezes do mesmo gênero ou de gêneros bem próximos (D'ETTORRE & HEINZE, 2001). Assim como as espécies que desempenham dulose (dulóticas), as inquilinas são em grande número pertencentes ao mesmo gênero de suas respectivas hospedeiras, ou pelo menos próximas filogeneticamente. Em casos como o do gênero *Leptothorax* (Myrmicinae), as espécies parasitas podem ocorrer em simpatria, compartilhando a mesma espécie hospedeira e, por vezes, compartilhando a colônia invadida (BUSCHINGER, 2009).

Em geral pode-se afirmar que a regra de Emery é válida, assumindo a definição de que espécies parasitas sociais são próximas filogeneticamente de suas hospedeiras. Como apresentado anteriormente, assumir a regra no seu sentido mais restrito torna-se pouco viável, visto que muitas, talvez a maioria, das interações parasita-hospedeiro não ocorrem entre espécies irmãs, mas sim entre espécies do mesmo gênero ou de gêneros próximos (CERVO, 2006; MICHENER, 2007; BUSCHINGER, 2009). Muito relacionadas a esta regra estão as múltiplas origens do parasitismo social. Nas vespas este comportamento parece ter surgido em pelo menos três momentos, uma vez em Polistinae e no mínimo duas em Vespinae (CERVO, 2006; CARPENTER & PERERA, 2006). Nas abelhas o comportamento tem origens difusas, sendo pelo menos dez surgimentos na tribo Allodapini (Xylocopinae) e de um a três em Bombini (Apinae) (MICHENER, 2007). Em formigas não existem estudos que indiquem em quantos momentos surgiu o parasitismo social. Porém, levando em conta a ocorrência em mais de 200 espécies difundidas em quase todas as subfamílias e assumindo várias síndromes distintas (BUSCHINGER, 2009), a expectativa é de que existem várias origens dentro de cada categoria e talvez até mesmo dentro dos gêneros que assumem este comportamento.

Como discutido na sessão anterior, este comportamento possui um viés ecológico, possivelmente pressionado pela sazonalidade recorrente em climas temperados e árticos. Além disso, existe uma ancestralidade evidente pela

polarização do comportamento em determinados gêneros e pela presença de comportamentos basais e pré-adaptativos para esta estratégia, que quando submetidos à pressão podem desencadear o parasitismo social, como ocorre em *Leptothorax* (Formicidae, Myrmicinae), *Vespula squamosa* (Vespidae ou Vespinae) (BUSCHINGER, 2009; MACDONALD & MATTHEWS, 1975).

A comparação entre espécies que seguem o sentido mais estrito e o sentido mais amplo da regra de Emery, somada aos fatores de origem e modulação do parasitismo social levam ao seguinte raciocínio: parece haver um caminho evolutivo, iniciando de forma mais estrita e desencadeando uma forma mais ampla, que é traçado por espécies parasitas. Devido à pressão ambiental, algumas espécies são forçadas a alterar sua estratégia para obtenção de recursos, aderindo ao comportamento parasita que, no decorrer do tempo, pode passar do caráter facultativo para obrigatório (WCISLO, 1987). Por semelhanças morfológicas (discutidas na sessão seguinte) é mais viável que uma espécie se torne parasita de uma espécie irmã, visto que é o grupo com qual ela tem a maior probabilidade de compartilhar características (WILSON, 1971; WCISLO, 1987). A semelhança entre o comportamento e o perfil químico também são essenciais para a permanência no ninho da hospedeira (BOURKE & FRANKS, 1991). Uma vez que a espécie esteja bem estabelecida como parasita social, mesmo que específica de um hospedeiro, em longo prazo ela possuirá uma maior aptidão para realizar a invasão e disputa de ninhos. Havendo novas pressões ambientais ou oportunidades, a espécie poderá realizar a invasão de ninhos de espécies não irmãs, mas com a qual ainda compartilhe semelhanças, isto está de acordo com a ideia de que o parasitismo social possui origem simpátrica (BUSCHINGER, 2009). Esta inferência também tem como base a existência de espécies capazes de parasitar múltiplos hospedeiros de um mesmo gênero, como no caso da vespa *Polistes atrimandibularis* (Polistinae). Esta espécie, já mencionada, possui três hospedeiros em torno do Mar Mediterrâneo. A invasão se dá através de uma tática dual passiva-agressiva que desencadeia na coabitação do ninho com a rainha hospedeira, assim como ocorre no inquilinismo nas formigas (SCHEVEN, 1958 e CERVO *et al.*, 1996). Isso a torna uma forte competidora pelo recurso “ninho hospedeiro”, o que é facilmente visível pela sua distribuição

que sobrepõe à das demais parasitas sociais do seu gênero (CERVO, 2006). Por fim, este apontamento corrobora Buschinger (2009), que contrapõe a ideia de Hölldobler & Wilson (1990 apud BUSCHINGER, 2009) de que a xenobiose seria uma potencial precursora do inquilinismo. O autor argumenta que não existem evidências filogenéticas suficientes que corroborem a origem de linhagens inquilinas a partir de ancestrais xenobióticos (BUSCHINGER, 2009).

Não obstante aos argumentos apresentados, existem algumas exceções que podem remeter a outros fatores e outros caminhos que levam ao parasitismo social. Recentemente o parasitismo temporário foi relatado para a espécie *Solenopsis enigmatica* (Myrmicinae) do oeste da Índia, porém sua hospedeira pertence ao gênero *Pheidole* (Myrmicinae), situação ainda não reportada para este tipo de parasitismo (DEYRUP & RUSAK, 2008 apud BUSCHINGER, 2009). Eventualmente, esta situação pode se repetir em outros grupos.

c. Adaptações morfológicas e comportamentais dos parasitas sociais

Durante o levantamento bibliográfico sobre as espécies que desempenham o parasitismo social pôde-se notar que as espécies parasitas apresentam consideráveis adaptações morfológicas que remetem ao seu hábito de vida, (quadros 1 e 2). As adaptações comportamentais se refletem, ainda, em alterações com relação ao ciclo de vida, obtenção de recursos e principalmente, invasão de ninhos hospedeiros (quadros 1 e 2). Para as formigas, as alterações acima citadas são descritas no levantamento de Buschinger (2009).

De maneira geral, as adaptações morfológicas das parasitas estão ligadas ao combate, que é frequente durante a invasão do ninho hospedeiro. Nos três grupos é comum a constatação de adaptações em regiões do corpo como cabeça, pernas e ferrão. Cabeças proporcionalmente maiores, de forma geral, remetem a peças bucais mais robustas, bem como musculatura mais potente, permitindo maior capacidade de ataque para a invasora, além de fornecer maior resistência a esta região vital. A mutilação da cabeça é recorrente durante os combates entre parasita e hospedeira, ocorrendo nos três grupos (WILSON, 1971). Um exemplo disso é a espécie de formiga

parasita temporária *Bothriomyrmex decapitans* (Dolichoderinae), que recebe este nome por sua tática de combate focada na decapitação da rainha hospedeira (BUSCHINGER, 2009). Em outras situações, como no subgênero *Bombus* (*Psythirus*) (Apinae), a presença de ferrões mais potentes e curvados materializa de forma clara a preparação das espécies parasitas para o combate (MICHENER, 2007). As pernas, assim como a cabeça, são relatadas como tendo medidas proporcionalmente maiores nas espécies parasitas, sendo mais robustas e mais longas (CERVO, 2006; MICHENER, 2007). Algumas adaptações mais peculiares, como espinhos tibiais, podem ser encontradas em parasitas do gênero *Eucondylops* (Xylocopinae) (MICHENER, 1970). A presença de pernas mais robustas e longas fornece à parasita maior capacidade de manipular sua oponente durante combate, evitando também que partes vitais como a cabeça fiquem ao alcance da hospedeira (WILSON, 1971). Outras adaptações frequentemente relatadas são a presença de um exoesqueleto mais robusto e de camadas de queratina mais extensas, presentes em *Vespula austriaca* (Vespinae), por exemplo (REED *et al.*, 1979). Novamente, as adaptações remetem a uma maior resistência da parasita que, sem esta armadura natural, tornaria praticamente inviável a invasão do ninho sob constante agressão por parte das hospedeiras (CARPENTER & PERERA, 2006).

Algumas modificações, no entanto, podem soar contra-adaptativas, como o tamanho corporal reduzido de *Polistes atrimandibularis* (Polistinae). Em princípio, esta característica pode representar uma fragilidade da parasita, porém sua tática de invasão evita o combate direto com a rainha, sendo mais passiva e furtiva. Quando aceita no ninho, a vespa parasita passa a exercer uma série de comportamentos de dominância sobre a rainha hospedeira, até assumir seu posto. Ao contrário do que ocorre com outras vespas, ela não mata sua adversária e acaba coabitando o ninho com ela (CERVO & TURILAZZI, 1996).

Mais relacionada ao comportamento do que à morfologia propriamente dita, é a existência de um perfil químico nesses insetos. Este perfil é caracterizado pela diversidade de compostos químicos presentes na cutícula do inseto. Esta composição é formada por hidrocarbonetos aromáticos,

especialmente alcenos e alcanos, sendo sua principal função a comunicação para organização das tarefas a serem executadas (GREENE & GORDON, 2003). Não obstante, essas moléculas têm grande importância para o reconhecimento inter e intraespecífico. De maneira semelhante às impressões digitais, cada colônia possui seu próprio perfil químico. Isto viabiliza a identificação e distinção entre indivíduos do ninho e invasores (SINGER, 1998). Esta característica tem uma íntima relação com a regra de Emery, uma vez que espécies que desempenham o papel de parasita e hospedeiro são filogeneticamente relacionadas, possivelmente oriundas de especiação simpátrica, o que confere maior compatibilidade entre seus perfis químicos (WILSON, 1971; BUSCHINGER, 2009). Em algumas circunstâncias, quando a divergência entre os perfis químicos não é tolerada, algumas medidas podem burlar este sistema de identificação. É comum entre as formigas a secreção de substâncias que disfarçam o perfil químico da invasora (BUSCHINGER, 2009), situação semelhante à das abelhas cleptoparasitas *Lestrimelitta limao*, que recebem este nome pela secreção de um aroma cítrico que entorpece os sentidos das suas vítimas (WITTMANN, 1990). Outra tática utilizada pela vespa *D. adulterina* para confundir suas hospedeiras é a postura de ovos antes da maturação das primeiras operárias hospedeiras, fazendo com que sua prole se desenvolva com o perfil químico do ninho e não seja eliminada pelas hospedeiras (REED *et al.*, 1979). Nas abelhas, em casos de parasitismo social facultativo intraespecífico, as parasitas podem ser ainda mais evasivas. A subespécie *Apis mellifera scutellata* é incapaz de reconhecer os ovos de sua parasita, *A. m. capensis*, que por sua vez reconhece e elimina os ovos de sua hospedeira. Apesar de não haver registros, é possível que esta adaptação também ocorra entre parasitas sociais obrigatórias (NEUMANN, 2001).

Essas adaptações, evidentes nas espécies parasitas, remetem à hipótese da Rainha Vermelha proposta por van Valen (1973). Nos três grupos é possível notar a estabilização de características, como cabeça, peças bucais, ferrão e pernas mais robustas, perfil químico ou até mesmo medidas corporais reduzidas, que possibilitam e potencializam o comportamento de parasitismo social. Por sua vez, estas características são claramente ligadas às táticas de invasão adotadas por cada espécie, nas quais espécies mais robustas tendem

a executar invasões mais agressivas, ao passo que espécies mais delicadas tendem a adotar um comportamento mais evasivo. A contrapartida por parte das hospedeiras é pouco reportada, porém existe, e está geralmente relacionada ao reconhecimento e resistência contra as invasoras através do seu perfil químico e a eliminação dos ovos, quando depositados (FOITZIK *et al.*, 2003). Este contexto passa a clara ideia de uma corrida armamentista entre parasita e hospedeiro, que buscam a melhor estratégia para aumentar seu aptidão. Essa disparidade entre as adaptações também é esperada, uma vez que as espécies parasitas são obrigatoriamente dependentes de sua hospedeira, e assim sofrem uma maior pressão de seleção. De forma antagônica, as hospedeiras lutam apenas contra a redução, ou otimização, do seu gasto energético com os recursos requisitados pelas parasitas sociais (DAVIES *et al.*, 1989; PIANKA, 2011). Também é importante ressaltar que colônias maiores (em relação à população de operárias), bem estabelecidas e saudáveis oferecem maior resistência à invasão de parasitas sociais, o que torna as colônias mais jovens ou já enfraquecidas mais vulneráveis (WILSON, 1971).

Algumas adaptações morfológicas somadas a alterações no ciclo de vida remetem a um *trade-off* entre a vida livre e a vida dependente de um hospedeiro. As abelhas constituem o grupo no qual esta troca fica mais evidente. Existe uma forte tendência das espécies parasitas sociais a não apresentarem estruturas para a coleta e manipulação de pólen como as corbículas e escopas (ver quadro 2 abelhas). De fato, algumas abelhas do gênero *Braunsapis* (Allodapini) apresentam peças bucais reduzidas em comparação à sua hospedeira e outras, como *B. breviceps*, jamais foram coletadas forrageando em flores ao longo de toda a sua distribuição (REYES & MICHENER, 1990). Esta situação é semelhante à das formigas escravagistas, incapazes de forragear (BUSCHINGER, 2009). Em casos mais extremos, como em *Braunsapis kaliago*, quando estabelecida, a rainha parasita perde a capacidade de voo, ficando permanentemente presa no ninho parasitado (BATRA *et al.*, 1993).

Outra situação peculiar, com ocorrência nos três grupos, é a supressão da casta de operárias, porém, a distribuição nos grupos é mais evidente em

alguns clados. Nas vespas isso só ocorre na subfamília Vespinae (CARPENTER & PERERA, 2006), nas abelhas a supressão da casta operária ocorre em todas parasitas do gênero (MICHENER, 2007), e nas formigas isto ocorre apenas nas inquilinas (BUSCHINGER, 2009). O principal reflexo desta ausência é a incapacidade de realizar forrageio, de realizar o cuidado da prole, e a fundação de um ninho de maneira independente (WILSON, 1971).

d. Inquilinismo em vespas e abelhas

Umas das maiores defasagens no estudo de parasitas sociais é o uso de diferentes termos que podem significar e representar o mesmo tipo de situação ou de comportamento de parasitismo. Naturalmente, por possuir um maior grupo de pesquisadores envolvidos, o parasitismo social é melhor sistematizado em Formicidae, que conta com uma terminologia bem estabelecida e padronizada, a mesma apresentada por Buschinger (2009). Apesar de o parasitismo social obrigatório ser bem documentado nas abelhas e vespas, não são encontrados muitos estudos que categorizem as nuances entre as várias táticas de invasão do ninho hospedeiro. Os estudos mais acessíveis que caminham nessa direção têm foco em espécies de interesse econômico, como o gênero *Apis* (Apinae), que desempenha apenas parasitismo social facultativo (BEEKMAN, 2008).

Em contrapartida, Michener (2007) categoriza as abelhas parasíticas em três grandes grupos: abelhas ladras, parasitas sociais e cleptoparasitas. O primeiro grupo é categorizado pelo roubo de recursos de outros ninhos visto que as ladras não possuem estruturas para o forrageio, embora sejam capazes de construir seus próprios ninhos. Três gêneros de Meliponini são considerados especialistas neste tipo de interação, os gêneros neotropicais *Lestrimellita* e *Trichotrigona* e o gênero africano *Cleptotrigona*, sendo que seus hospedeiros se resumem às demais representantes de sua tribo (MICHENER, 2007). Este comportamento também é reportado para formigas sendo cientificamente tratado como cleptobiose (BREED *et al.*, 2012). Este grupo não foi abordado neste trabalho, pois não se caracteriza como parasitismo social pleno, uma vez que não existe a dependência do hospedeiro em relação ao ciclo de vida e construção física do ninho. O parasitismo social, por sua vez, abordado neste trabalho, ocorre quando uma fêmea parasita invade o ninho

hospedeiro e substitui a rainha, dominando suas operárias para alimentar seus ovos que vão originar novas rainhas parasitas. As abelhas parasitas sociais não apresentam a casta operária (MICHENER, 2007). Por fim, o cleptoparasitismo é caracterizado quando a fêmea parasita invade o ninho e deixa seus ovos nas células de cria, geralmente abandonando permanentemente o ninho. As larvas parasitas são alimentadas com o recurso destinado às larvas hospedeiras. Esta é a síndrome mais difundida entre as abelhas, especialmente solitárias, que comumente são chamadas de “abelhas cuco” (MICHENER, 2007), pela similaridade de modo de vida com as espécies de aves que fazem postura nos ninhos de outras aves. No entanto, este tipo de parasitismo não ocorre em abelhas eussociais e portanto, por ocorrer em espécies solitárias ou subsociais não foi abordado neste trabalho, pois não se enquadra na definição de parasitismo social adotada aqui.

Apesar de ser descrito independentemente para cada grupo e raramente comparado, o parasitismo social apresenta algumas semelhanças contundentes que colocam em paralelo alguns comportamentos dos diferentes grupos, sendo que em algumas circunstâncias, parece mais adequado o uso da mesma terminologia.

O inquilinismo nas formigas é caracterizado quando uma fêmea parasita invade o ninho hospedeiro subjugando ou evadindo-se da rainha. Diferentemente da dulose, a espécie parasita não apresenta a casta operária e investe toda sua energia na produção de uma prole reprodutiva (BUSCHINGER, 2009). Este padrão não é diferente do que ocorre nas vespas e abelhas, como pode ser observado nos quadros 1 e 2. Alguns apontamentos em relação à interação parasita-hospedeira divergem parcialmente entre os grupos, porém não inviabilizam a alocação em uma mesma categoria. Nas abelhas, todas as parasitas sociais que tem seu comportamento de invasão descrito usam uma tática mais violenta visando eliminar a rainha hospedeira, e por vezes eliminam a camada principal de ovos, como faz a abelha oriental *Braunsapis breviceps* (Allodapini) (REYES & MICHENER, 1990). Nas vespas, enquanto algumas espécies adotam o comportamento violento durante a invasão, como a vespa paleártica *Polistes sulcifer* (Polistinae) (CERVO & TURILLAZZI, 1996), outras são conhecidas por usar táticas mais evasivas que

desencadeiam na coabitação do ninho com a rainha hospedeira, como ocorre com a também paleártica *P. atrimandibularis* (CERVO & DANI, 1996). Um comportamento intermediário entre estas duas situações pode ser exemplificado pela espécie paleártica *P. semenowi*, na qual a invasão ocorre de forma agressiva gerando um combate com a rainha hospedeira, porém é frequentemente relatada a posterior coabitação do ninho entre elas (CERVO & SCHEVEN, 1958). Cervo (2006) propõe que isto possa ser um processo evolutivo onde a tática mais agressiva com alto investimento energético derivou para uma tática mais evasiva, de menor investimento energético. A ocorrência destes comportamentos nas vespas e abelhas está de acordo com a definição de inquilinismo, visto nas formigas, onde ocasionalmente as espécies são divididas em rainhas-intolerantes e rainhas-tolerantes, sendo que esta categoria, o inquilinismo, engloba a maioria das espécies parasíticas de formigas (BUSCHINGER, 2009).

Com base nos argumentos acima apresentados sugiro que as vespas e abelhas parasitas eussociais também sejam categorizadas como inquilinas, visto que seu comportamento é semelhante ao das formigas inquilinas e pode ser caracterizado pela supressão da casta de operárias. Outro fato, que futuramente pode ser mais estudado, é o enquadramento, de todas as espécies envolvidas, na regra de Emery em seu sentido mais amplo.

6. CONCLUSÃO

O parasitismo social é um fenômeno ecológico e evolutivo muito rico e apresenta inúmeras peculiaridades quanto às adaptações morfológicas e comportamentais das espécies envolvidas. Isso torna seu estudo fascinante e abre margens para grandes discussões.

Neste trabalho foi realizado um estudo comparativo entre as diferentes síndromes de parasitismo social dos diferentes grupos de Hymenoptera no qual este fenômeno ocorre. Como resultado pudemos notar que a forma como o parasitismo social se apresenta nas abelhas e vespas é essencialmente a mesma chamada de inquilinismo nas formigas. Por sua vez, as diferentes táticas de invasão adotadas pelas espécies inquilinas podem ser o indício de um processo evolutivo em busca da otimização do gasto energético, neste caso focado exclusivamente para a geração de indivíduos reprodutivos parasitas. Também se pôde observar que a regra de Emery possui validade em todos os grupos, especialmente se adotada em seu sentido mais amplo, e pode estar associada à origem simpátrica dos parasitas sociais. Por fim, ficou evidente o viés climático que influencia na distribuição e ocorrência de espécies parasitas sociais, explicado pela sazonalidade ambiental, mais drástica em ambientes temperados, bem documentado para as regiões Neártica e Paleártica.

A possibilidade de abordar o tema parasitismo social de forma interdisciplinar foi enriquecedora. Conflitar teorias da biogeografia, ecologia e evolução dentro de um contexto sistemático mostra-se eficiente e abre margem para a formulação e reformulação de muitas hipóteses, além de ter sido um trabalho prazeroso.

7. REFERÊNCIAS

- AGOSTI, D.; GRIMALDI, D.; CARPENTER, J. M. Oldest known ant fossils discovered. **Nature**, v. 391, n. 6666, p. 447, 1998.
- AKRE, R. D. Social wasps. **Social insects**, v. 4, p. 1-105, 1982.
- BATRA, S. W. T.; SAKAGAMI, S. F.; MAETA, Y. Behavior of the Indian allodapine bee *Braunsapis kaliago*, a social parasite in the nests of *B. mixta* (Hymenoptera: Anthophoridae). **Journal of the Kansas Entomological Society**, p. 345-360, 1993.
- BEIBL, J.; STUART, R. J.; HEINZE, J.; FOITZIK, S. Six origins of slavery in formicoxenine ants. **Insectes Sociaux**, v. 52, n. 3, p. 291-297, 2005.
- BOHART, G. E. **The evolution of parasitism among bees**. 1970.
- BOHART, G. E. Management of wild bees for the pollination of crops. **Annual Review of Entomology**, v. 17, p. 287-312, 1972.
- BOLTON, B. **Synopsis and classification of Formicidae**. American Entomological Institute, 2003.
- BOURKE, A. F. G. ; FRANKS, N. R. Alternative adaptations, sympatric speciation and the evolution of parasitic, inquiline ants. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 43, n. 3, p. 157-178, 1991.
- BOYCE, Mark S. Seasonality and patterns of natural selection for life histories. **American Naturalist**, p. 569-583, 1979.
- BRADBPEAR, N. Bees and their role in forest livelihoods: a guide to the services provided by bees and the sustainable harvesting, processing and marketing of their products. **Non-wood Forest Products**, n. 19, 2009.
- BRADY, S. G.; SCHULTZ, T. R.; FISHER, B. L.; WARD, P. S. Evaluating alternative hypotheses for the early evolution and diversification of ants. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 103, n. 48, p. 18172-18177, 2006.
- BUSCHINGER, A. Evolution of social parasitism in ants. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 1, n. 6, p. 155-160, 1986.
- BUSCHINGER, A. Sympatric speciation and radiative evolution of socially parasitic ants-Heretic hypotheses and their factual background. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 28, n. 4, p. 241-260, 1990.
- BUSCHINGER, A. Social parasitism among ants: a review (Hymenoptera: Formicidae). **Myrmecological News**, v. 12, n. 3, p. 219-235, 2009.
- CARDINAL, S.; DANFORTH, B. N. The antiquity and evolutionary history of social behavior in bees. **PLoS ONE**, n. 6, 2011.
- CARDINAL, S.; DANFORTH, B. N. Bees diversified in the age of eudicots. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 280, n. 1755, p. 20122686, 2013.

- CARPENTER, J. M. Testing scenarios: wasp social behavior. **Cladistics**, v. 5, n. 13, p. 1-144, 1989.
- CARPENTER, J. M.; PERERA, E. P. Phylogenetic relationships among yellowjackets and the evolution of social parasitism (Hymenoptera: Vespidae, Vespinae). **American Museum Novitates**, p. 1-19, 2006.
- CARPENTER, J. M.; STRASSMANN, J. E.; TURILLAZZI, S.; HUGHES, C. R.; SOLIS, C. R.; CERVO, R. Phylogenetic relationships among paper wasp social parasites and their hosts (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae). **Cladistics**, v. 9, n. 2, p. 129-146, 1993.
- CERVO, R. Polistes wasps and their social parasites: an overview. **Annales Zoologici Fennici**. Finnish Zoological and Botanical Publishing Board, p. 531-549, 2006.
- CERVO, R.; DANI, F. R. Social parasitism and its evolution in *Polistes*. **Natural history and Evolution of paper-wasps**, p. 98-112, 1996. CERVO & SCHEVEN, 1958.
- CERVO, R.; LORENZI, M. C. Inhibition of host queen reproductive capacity by the obligate social parasite *Polistes atrimandibularis* (Hymenoptera, Vespidae). **Ethology**, v. 102, n. 8, p. 1042-1047, 1996.
- CERVO, R.; TURILLAZZI, S. Host nest preference and nest choice in the cuckoo paper wasppolistes sulcifer (Hymenoptera: Vespidae). **Journal of Insect Behavior**, v. 9, n. 2, p. 297-306, 1996.
- COSTA, J. T. **The other insect societies**. Harvard University Press, 2006.
- COSTA, J. T.; PIERCE, N. E. Social evolution in the Lepidoptera: ecological context and communication in larval societies. **The evolution of social behavior in insects and arachnids**. Cambridge University Press. p. 407-442, 1997.
- D'ETTORRE, P.; HEINZE, J. Sociobiology of slave-making ants. **Acta Ethologica**, v. 3, n. 2, p. 67-82, 2001.
- DANFORTH, B. N. Bees. **Current Biology**, v. 17, n. 5, p. 151-166, 2007.
- DANFORTH, B. N. CARDINAL, S.; PRAZ, C.; ALMEIDA, E. A.; MICHEZ, D. The impact of molecular data on our understanding of bee phylogeny and evolution. **Annual Review of Entomology**, v. 58, p. 57-78, 2013.
- DANFORTH, B. N. SIPES, S.; FANG, J.; BRADY, S. G. The history of early bee diversification based on five genes plus morphology. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 103, n. 41, p. 15118-15123, 2006.
- DAVIES, N. B.; BOURKE, A. F. G.; BROOKE, M. L. Cuckoos and parasitic ants: interspecific brood parasitism as an evolutionary arms race. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 4, n. 9, p. 274-278, 1989.
- DAVIES, N. B.; KREBS, J. R.; WEST, Stuart A. **An introduction to behavioural ecology**. John Wiley & Sons, 2012.
- DVOŘÁK, L. Parasitism of *Dolichovespula norwegica* by *D. adulterina* (Hymenoptera: Vespidae). **Silva Gabreta**, v. 13, n. 1, p. 65-67, 2007.

- EDWARD, R. **Social wasps: Their Biology and control**. Rentokil Limited, 1980.
- EMERY, C. Über den Ursprung der dulotischen, parasitischen und myrmekophilen Ameisen. **Biologisches Centralblatt**, n. 29, p. 352–362, 1909.
- ENGEL, M. S. A new interpretation of the oldest fossil bee (Hymenoptera: Apidae). **American Museum Novitates**, p. 1-11, 2000.
- ENGEL, M. S. Monophyly and extensive extinction of advanced eusocial bees: Insights from an unexpected Eocene diversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 98, n. 4, p. 1661-1664, 2001.
- EVANS, H. E. The evolution of social life in wasps. **Proceedings of the 10th international congress of entomology**. p. 449-457, 1958.
- FENSTER, C. B.; ARMBRUSTER, W. S.; WILSON, P.; DUDASH, M. R.; THOMSON, J. D. Pollination syndromes and floral specialization. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, p. 375-403, 2004.
- FOITZIK, S.; FISCHER, B.; HEINZE, J. Arms races between social parasites and their hosts: geographic patterns of manipulation and resistance. **Behavioral Ecology**, v. 14, n. 1, p. 80-88, 2003.
- GREENE, M. J.; GORDON, D. M. Social insects: cuticular hydrocarbons inform task decisions. **Nature**, v. 423, n. 6935, p. 32-32, 2003.
- GRIMALDI, D.; AGOSTI, D. A formicine in New Jersey Cretaceous amber (Hymenoptera: Formicidae) and early evolution of the ants. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 97, n. 25, p. 13678-13683, 2000.
- HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The ants**. Harvard University Press, 1990.
- HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The superorganism: the beauty, elegance, and strangeness of insect societies**. WW Norton & Company, 2009.
- HUNT, J. H. **The evolution of social wasps**. Oxford University Press, 2007.
- JOHNSON, B. R. BOROWIEC, M. L.; CHIU, J. C.; LEE, E. K.; ATALLAH, J.; WARD, P. S. Phylogenomics resolves evolutionary relationships among ants, bees, and wasps. **Current Biology**, v. 23, n. 20, p. 2058-2062, 2013.
- KIMSEY, L.; CARPENTER, J. The Vespinae of North America (Vespidae, Hymenoptera). **Journal of Hymenoptera Research**, v. 28, p. 37-65, 2012.
- LANAN, M. Spatiotemporal resource distribution and foraging strategies of ants (Hymenoptera: Formicidae). **Myrmecological news/Osterreichische Gesellschaft für Entomofaunistik**, v. 20, p. 53-70, 2014.
- LENOIR, A.; D'ETTORRE, P.; ERRARD, C.; HEFETZ, A. Chemical ecology and social parasitism in ants. **Annual Review of Entomology**, v. 46, n. 1, p. 573-599, 2001.
- LOFGREN, C. S.; BANKS, W. A.; GLANCEY, B. M. Biology and control of imported fire ants. **Annual Review of Entomology**, v. 20, n. 1, p. 1-30, 1975.

- LUCKY, A.; TRAUTWEIN, M.D; GUÉNARD, B.S; WEISER, M.D; DUNN, R.R. Tracing the rise of ants: out of the ground. **PLoS ONE** 8: e84012, 2013.
- MACDONALD, J. F.; MATTHEWS, R. W. *Vespula squamosa*: a yellow jacket wasp evolving toward parasitism. **Science**, v. 190, p. 1003-1004, 1975.
- MACDONALD, J. F.; MATTHEWS, R. W. Nesting biology of the southern yellowjacket, *Vespula squamosa* (Hymenoptera: Vespidae): social parasitism and independent founding. **Journal of the Kansas Entomological Society**, p. 134-151, 1984.
- MASCHWITZ, U.; DOROW, W. H. O.; BUSCHINGER, A.; KALYTITA, G. Social parasitism involving ants of different subfamilies: *Polyrhachis lama* (Formicinae) an obligatory inquiline of *Diacamma* sp.(Ponerinae) in Java. **Insectes Sociaux**, v. 47, n. 1, p. 27-35, 2000.
- MELO, G. A. R. Phylogenetic relationships and classification of the major lineages of Apoidea (Hymenoptera): with emphasis on the crabronid wasps. **Scientific Pappers**, Natural History Museum, The University of Kansas, 1999.
- MICHENER, C. D. A new parasitic genus of *Ceratinini* from Australia (Hymenoptera: Apoidea). **Journal of the Kansas Entomological Society**, p. 178-180, 1961.
- MICHENER, C. D. **The Life Cycle and Social Organization of Bees of the Genus Exoneura and Their Parasite, Inquilina (Hymenoptera, Xylocopinae)**. University of Kansas Science Publications, 1965.
- MICHENER, C. D. Comparative Social Behavior of Bees. **Annual Review of Entomology**, v.14, p. 299-342, 1969.
- MICHENER, C. D. Social parasites among African allodapine bees (Hymenoptera, Anthophoridae, Ceratinini). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 49, n. 3, p. 199-215, 1970.
- MICHENER, C. D. **The social behavior of the bees**: a comparative study. Harvard University Press, 1974.
- MICHENER, C. D. **The bees of the world**. 2 Ed. JHU Press, 2007.
- MICHENER, C. D. BORGES, R. M.; ZACHARIAS, M.; SHENOY, M. A new parasitic bee of the genus *Braunsapis* from India (Hymenoptera: Apidae: Allodapini). **Journal of the Kansas Entomological Society**, p. 518-522, 2003.
- MICHENER, C. D.; GRIMALDI, D. A. The oldest fossil bee: Apoid history, evolutionary stasis, and antiquity of social behavior. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 85, n. 17, p. 6424-6426, 1988.
- MOREAU, C. S.; BELL, C. D. Testing the museum versus cradle tropical biological diversity hypothesis: phylogeny, diversification, and ancestral biogeographic range evolution of the ants. **Evolution**, v. 67, n. 8, p. 2240-2257, 2013.
- NEL, A.; PERRAULT, G.; PERRICHOT, V.; NÉRADEAU, D. The oldest ant in the lower Cretaceous amber of Charente-maritime (SW France) (Insecta: Hymenoptera: Formicidae). **Geologica Acta**, v. 2, n. 1, p. 23, 2004.

- NEUMANN, P.; RADLOFF, S. E.; MORITZ, R. F.; HEPBURN, H. R.; REECE, S. L. Social parasitism by honeybee workers (*Apis mellifera capensis* Escholtz): host finding and resistance of hybrid host colonies. **Behavioral Ecology**, v. 12, n. 4, p. 419-428, 2001.
- NOWAK, M. A.; TARNITA, C. E.; WILSON, E. O. The evolution of eusociality. **Nature**, v. 466, n. 7310, p. 1057-1062, 2010.
- OBERPRIELER, S. K.; RASNITSYN, A. P.; BROTHERS, D. J. The first wasps from the Upper Jurassic of Australia (Hymenoptera: Evanioidea, Praeaulacidae). **Zootaxa**, v. 3503, n. 47, p. e54, 2012.
- O'DONNELL, S. Reproductive caste determination in eusocial wasps (Hymenoptera: Vespidae). **Annual review of entomology**, v. 43, n. 1, p. 323-346, 1998.
- O'NEILL, K. M. **Solitary wasps: behavior and natural history**. Cornell University Press, 2001.
- PIANKA, E. R. **Evolutionary ecology**. Eric R. Pianka, 2011.
- PICKETT, K. M.; WENZEL, J. W. Phylogenetic analysis of the New World *Polistes* (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae) using morphology and molecules. **Journal of the Kansas Entomological Society**, v. 77, n. 4, p. 742-760, 2004
- POINAR, G. O.; DANFORTH, B. N. A fossil bee from Early Cretaceous Burmese amber. **Science**, v. 314, n. 5799, p. 614-614, 2006. PRYS-JONES, Oliver E. et al. **Bumblebees**. Cambridge University Press, 1987.
- QUICKE, D. L. J. et al. **Parasitic wasps**. Chapman & Hall Ltd, 1997.
- RAMIREZ, W. Coevolution of Ficus and Agaonidae. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, p. 770-780, 1974.
- RAMPAZZO, L. **Metodologia científica**. Edições Loyola, 2005.
- RASMUSSEN, C.; CAMERON, S. A.; MICHENER, C. D. Global stingless bee phylogeny supports ancient divergence, vicariance, and long distance dispersal. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 99, n. 1, p. 206-232, 2007
- REED, H. C.; AKRE, R. D. Morphological comparisons between the obligate social parasite, *Vespula austriaca* (Panzer), and its host, *Vespula acadica* (Sladen) (Hymenoptera: Vespidae). **Psyche: A Journal of Entomology**, v. 89, n. 1-2, p. 183-195, 1982.
- REED, H. C.; AKRE, R. D. Usurpation behavior of the yellowjacket social parasite, *Vespula austriaca* (Panzer) (Hymenoptera: Vespidae). **American Midland Naturalist**, p. 419-432, 1983
- REED, H. C.; AKRE, R. D.; GARNETT, W. B. North American host of the yellowjacket social parasite *Vespula austriaca* (Panzer) (Hymenoptera: Vespidae). **Entomological news**, 1979.
- RETTENMEYER, C. W. et al. The largest animal association centered on one species: the army ant *Eciton burchellii* and its more than 300 associates. **Insectes Sociaux**, v. 58, n. 3, p. 281-292, 2011.

REYES, S. G.; MICHENER, C. D. Observations on a parasitic allodapine bee and its hosts in Java and Malaysia (Hymenoptera: Anthophoridae: Allodapine). **Tropical Zoology**, v. 3, n. 2, p. 139-149, 1990.

RICKLEFS, R. E. **The Economy of Nature**. 6 ed. H. W. Freeman, 2008.

ROSS, K. G.; MATTHEWS, R. W. **The social biology of wasps**. Cornell University Press, 1991SCHEVEN 1958;

SCHEVEN, J. Beitrag zur Biologie der Schmarotzerfeldwespen *Sulcopolistes atrimandibularis* Zimm., *S. semenowi* F. Morawitz und *S. sulcifer* Zimm. **Insectes Sociaux**, v. 5, n. 4, p. 409-437, 1958.

SCHULTZ, T. R. In search of ant ancestors. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 97, n. 26, p. 14028-14029, 2000.

SHIH, C.; LIU, C.; REN, D. The earliest fossil record of peleciniid wasps (Insecta: Hymenoptera: Proctotrupoidea: Peleciniidae) from Inner Mongolia, China. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 102, n. 1, p. 20-38, 2009.

SILVEIRA, F. A.; MELO, G. A. R.; ALMEIDA, E. A. B. **Abelhas brasileiras: sistemática e identificação**. Belo Horizonte (MG, Brazil): Fernando A. Silveira, 2002.

SINGER, T. L. Roles of hydrocarbons in the recognition systems of insects. **American Zoologist**, v. 38, n. 2, p. 394-405, 1998.

SOCIEDADE. In: Dicionário Michaelis Online. Editora Melhoramentos Ltda, 2009. Disponível em: <<http://michaelis.uol.com.br/>>. Acesso em: 10/02/2015.

STRAHLER, A. H.; STRAHLER, A. N. **Physical geography**. Wiley, 2001

TINAUT, A.; RUANO, F. Parasitismo social. **Bol Soc Ent Aragon**, v. 26, p. 727-740, 1999.

TOWNSEND, C. R.; BEGON, M.; HARPER, J. L. **Fundamentos em Ecologia**. 2ª ed. Artmed, 2006.

TURILLAZZI, S.; WEST-EBERHARD, M. J. **Natural history and evolution of paper-wasps**. Oxford: Oxford University Press, 1996.

VALEN, L. A. van. new evolutionary law. **Evolutionary theory**, v. 1, p. 1-30, 1973.

WCISLO, W. T. The roles of seasonality, host synchrony, and behaviour in the evolutions and distributions of nest parasites in hymenoptera (Insecta), with special reference to bees (Apoidea). **Biological Reviews**, v. 62, n. 1914, p. 515-543, 1987.

WEST-EBERHARD, M. J. The social biology of polistine wasps. **Miscellaneous publications**. Museum of Zoology, University of Michingan, n. 140, 1969.

WEST-EBERHARD, M. J. Polygyny and the evolution of social behavior in wasps. **Journal of the Kansas Entomological Society**, p. 832-856, 1978.

WHEELER, W. M. Social Life Among the Insects. Brace and Company, 1923.

WILLIAMS, C. B. **Patterns in the balance of nature and related problems of quantitative ecology**. Academic Press, 1964.

WILLIAMS, P. H. Phylogenetic relationships among bumble bees (*Bombus* Latr.): a reappraisal of morphological evidence. **Systematic Entomology**, v. 19, n. 4, p. 327-344, 1994.

WILSON, D. S.; WILSON, E. O. Evolution "for the Good of the Group": The process known as group selection was once accepted unthinkingly, then was widely discredited; it's time for a more discriminating assessment. **American Scientist**, p. 380-389, 2008.

WILSON, E. O. **The insect societies**. Belknap Press, 1971.

WILSON, Edward O. *Leptothorax duloticus* and the beginnings of slavery in ants. **Evolution**, p. 108-119, 1975a.

WILSON, Edward O. Slavery in ants. **Scientific America**, v. 232, p. 32-36, 1975b.

WILSON, Edward O. **Biophilia**. Harvard University Press, 1984.

WILSON, E. O. The current state of biological diversity. **Biodiversity**, v. 521, n. 1, p. 3-18, 1988.

WILSON, E. O. **Sociobiology**. Harvard University Press, 2000.

WILSON, E. O.; REGNIER JR, F. E. The evolution of the alarm-defense system in the formicine ants. **American Naturalist**, p. 279-289, 1971.

WITTMANN, D.; RADTKE, R.; ZEIL, J.; LÜBKE, G.; FRANCKE, W. Robber bees (*Lestrimelitta limao*) and their host chemical and visual cues in nest defense by *Trigona* (*Tetragonisca*) *angustula* (Apidae: Meliponinae). **Journal of chemical ecology**, v. 16, n. 2, p. 631-641, 1990.

ZUBEN, L. G. von; NUNES, T. M. A scientific note on the presence of functional tibia for pollen transportation in the robber bee *Lestrimelitta limao* Smith (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). **Sociobiology**, v. 61, n. 4, p. 570-572, 2014.

8. APÊNDICE

Quadro 1: vespas parasitas sociais.

Parasita	Hospedeiro	Referência	Descrição
Família Vespidae: subfamília Polistinae			
<i>Polistes sulcifer</i>	<i>P. dominulus</i>	CERVO & TURILLAZZI, 1996	A invasão de <i>P. sulcifer</i> , acontece de forma calculada, ocorrendo especialmente em momentos onde o traço químico da rainha vigente está fraco. Esta espécie também adota um comportamento muito agressivo ao invadir o ninho, matando a rainha hospedeira, sendo que coabitação entre as rainhas parasita e hospedeira nunca foi relatada. As suas larvas da espécie parasita são aceitas no ninho por mais que não apresentem o perfil químico da colônia. Não apresenta a casta operária.
<i>Polistes semenowi</i>	<i>P. nimphus</i> e <i>P. dominulus</i>	CERVO & SCHEVEN, 1958.	Assim como ocorre em <i>P. sulcifer</i> , a invasão do ninho acontece de forma agressiva, resultando num combate exaustivo até que a parasita domine a hospedeira, ou seja, expulsa do ninho. O maior contraste fica evidente na coabitação do ninho pelas rainhas, que embora não seja tão frequente, é facilmente visualizado. Não apresenta a casta operária.
<i>Polistes atrimandibularis</i>	<i>P. biglumis</i> , <i>P. gallicus</i> e <i>P. dominulus</i>	SCHEVEN 1958; CERVO & DANI, 1996.	Esta espécie, diferente das demais parasitas sociais do seu grupo, possui o corpo proporcionalmente menor e adota uma tática pacífica ao invadir o ninho e assim sofre, de forma passiva, constantes ataques da rainha hospedeira até ser aceita no ninho. Uma vez aceita, a parasita começa a exercer uma série de comportamentos dominantes sobre a rainha vigente até tomar controle do ninho. A coabitação entre as rainhas parece ser regra nesta relação, e assim como ocorre em <i>P. sulcifer</i> as larvas parasitas são aceitas pelas operárias mesmo não apresentando o perfil químico do ninho. Não apresenta a casta operária.
Família Vespidae: subfamília Vespinae			
<i>Dolichovespula adulterina</i>	<i>D. arenaria</i> , <i>D. apicola</i> , <i>D. norwegica</i> (<i>D. saxonica</i>).	CARPENTER & PERERA, 2006; DVOŘÁK, 2007.	Com <i>D. omissa</i> esta espécie compõem um grupo monofilético suportado por semelhanças morfológicas, ausência de casta operária, e também pela não construção de ninhos. A invasão do ninho hospedeiro ocorre um pouco antes da formação completa das primeiras operárias, momento no qual a fêmea invasora adota uma postura evasiva até conseguir matar a rainha vigente, evitando combates muito longos. Neste intervalo, a invasora participa efetivamente das atividades da colônia realizando o cuidado da prole e manutenção do ninho.

Parasita	Hospedeiro	Referência	Descrição
<i>Dolichovespula omissa</i>	<i>D. sylvestris</i>	CARPENTER & PERERA, 2006; CARPENTER et al., 1993.	Esta espécie parasita assim como sua irmã <i>D. adulterina</i> , não apresenta a casta de operárias e não realiza a construção do ninho. Não foram encontradas informações sobre seu comportamento. Acredito que sejam semelhantes aos adotados por <i>D. adulterina</i> .
<i>Dolichovespula arctica</i>	<i>D. arenaria</i> e <i>D. norvergicoides</i>	KIMSEY & CARPENTER, 2012.	Durante muito tempo esta espécie foi considerada sinônimo de <i>Dolichovespula adulterina</i> (GREEN & ACRE, 1978). Estudos realizados por Kimsey e Carpenter (2012) a revalidaram como uma espécie à parte. Assim com sua espécie irmã, até então sinônima, esta espécie não apresenta casta operária e suas larvas são criadas por operárias hospedeiras. Acredito que o restante do comportamento deve ser igual, mas não achei mais informações sobre o comportamento de <i>D. arctica</i> .
<i>Vespula austriaca</i>	<i>V. rufa</i> e <i>V. acardica</i>	REED et al., 1979; REED & AKRE, 1982 e 1983; CARPENTER & PERERA, 2006.	Esta espécie parasita apresenta adaptações morfológicas notáveis em relação à sua hospedeira, como exoesqueleto mais robusto assim como musculatura da cabeça e da mandíbula mais desenvolvida. As pernas também se apresentam mais longas e fortes. A invasão, diferente de como ocorre com <i>D. adulterina</i> , se dá pouco depois do surgimento das primeiras operárias, e de forma violenta desencadeia na morte da rainha hospedeira. Ninhos de <i>V. acardica</i> quando invadidos se apresentam relativamente menores dos que os que não apresentam parasitas sociais.
<i>Vespula squamosa</i> ¹	<i>V. vidua</i> e <i>V. maculifrons</i>	MACDONALD & MATTHEWS, 1975 e 1984.	Esta espécie ainda é considerada uma parasita social facultativa, visto que 15% dos seus ninhos são fundados de forma independente. Entretanto, no extremo norte da sua distribuição geográfica, este comportamento se apresenta obrigatório, onde 100% dos ninhos hospedeiros coletados apresentam evidências da presença de <i>V. squamosa</i> .

Quadro 2: abelhas parasitas sociais. Adaptado de Michener (2007).

Parasita	Hospedeiro	Referência	Descrição
Subfamília Xylocopinae: tribo Allodapini			
<i>Allodape greatheadi</i> ²	<i>A. interrupta</i>	MICHENER, 1970	Em ambas as situações a espécie parasita possui muita semelhança morfológica com sua potencial hospedeira. O maior contraste morfológico é evidenciado na visível redução da escopa nas espécies parasitas. Também nos dois casos, a distribuição geográfica das parasitas e hospedeiras se sobrepõem parcialmente.
<i>Allodapula guillarmodi</i> ²	<i>A. melanopus</i> e <i>A. variegata</i>		
<i>Braunsapis bislensis</i>	<i>B. puangensis</i>	MICHENER, 2003	Dados morfológicos mostram semelhanças entre a espécie parasita e seu potencial hospedeiro. As reduções da escopa e das peças bucais são equivalentes às encontradas nas espécies <i>B. breviceps</i> e <i>B. kaliago</i> (sabidamente parasitas sociais).
<i>Braunsapis breviceps</i>	<i>B. hewitti</i> e <i>B. puangensis</i>	REYES & MICHENER, 1990	Ao invadir o ninho a fêmea parasita substitui a rainha hospedeira (dominando-a ou a eliminando-a), ao passo que também destrói a principal camada de ovos. Os demais ovos, junto com os ovos parasitas, são cuidados pelas operárias hospedeiras. Acredita-se que com a morte da rainha invasora o ninho pode ser retomado pelas operárias. Esta espécie nunca foi coletada em flores mas sempre em ninhos hospedeiros, possivelmente por ser incapaz de forragear devido às grandes reduções na escopa e nas peças bucais.
<i>Braunsapis kaliago</i>	<i>B. mixta</i>	BATRA, 1993	Esta espécie invade o ninho de forma sobretudo furtiva, utilizando comportamentos evasivos e de tanatose para não ser detectada pela rainha hospedeira. A substituição ocorre por meio de oofagia da principal camada de ovos da hospedeira e por comportamento agonístico, reforçado por adaptações morfológicas da invasora. Quando estabelecida, a rainha parasita perde a capacidade de voar, entretanto as parasitas subsequentes ainda realizam cuidado parental, inclusive se alimentando do córion dos ovos eclodidos. As operárias parasitas também se alimentam pilhando o estoque de alimento e o alimento reservado nas células de cria, além disso podem forçar a trofolaxia em hospedeiras recém chegadas do forrageio.
<i>Braunsapis natalica</i> ²	<i>B. grandiceps</i> e <i>B. facialis</i>	MICHENER, 1970	Dados morfológicos mostram grandes semelhanças entre a espécie parasita e suas potenciais hospedeiras, sendo a disparidade mais evidente a redução da escopa na espécie parasita. <i>B. natalica</i> pode ser encontrada em ninhos hospedeiros na presença de outras espécies parasitas (<i>Nasutapis straussorum</i>). Entretanto, diferentemente de <i>B. kaliago</i> , ela pode ser encontrada forrageando em flores.

Parasita	Hospedeiro	Referência	Descrição
<i>Braunsapis associata</i> ²	<i>B. unicolor</i>	MICHENER, 1961	Diferentemente das demais parasitas sociais do gênero <i>Braunsapis</i> , esta não apresenta redução significativa da escopa quando comparada com a sua potencial hospedeira. Evidências morfológicas ainda apontam que <i>B. associata</i> pode representar uma população geneticamente distinta de <i>B. unicolor</i> , sendo apenas uma variação morfológica desta espécie. Em contrapartida, a espécie potencialmente parasita já foi coletada em ninhos de <i>B. unicolor</i> , ao passo que esta nunca foi coletada em ninhos de <i>B. associata</i> .
<i>Braunsapis praesumptiosa</i>	<i>B. simillima</i>	MICHENER, 1961	Existe apenas uma especulação de que esta seja uma espécie parasita social. A razão disso vem da grande semelhança morfológica com a espécie <i>Braunsapis associata</i> , já descrita como uma potencial parasita social.
<i>Eucondylops konowi</i>	<i>Allodapula variegata</i>	MICHENER, 1970.	As duas únicas espécies do gênero <i>Eucondylops</i> convergem morfolologicamente (olhos, dentição mandibular, probóscide, venação alar reduzida, entre outras) com as representantes do gênero <i>Allodapula</i> . Além disso, ambas compartilham pernas robustas e espinhos tibiais em frente/próximas à ampliação da perna, e já foram encontradas em ninhos hospedeiros.
<i>Eucondylops reducta</i>	<i>Allodapula melanopus</i>	MICHENER, 1970	
<i>Exoneura (Inquilina) excavata</i>	<i>Exoneura variabilis</i>	MICHENER, 1965	A fêmea parasita apresenta morfologia semelhante à de sua hospedeira exceto por não apresentar a escopa completamente formada, razão pela qual nunca foram coletadas forrageando em flores. A invasora pode ou não destruir a camada principal de ovos da hospedeira, mas suas larvas sempre serão cuidadas por operárias hospedeiras. Outra peculiaridade deste grupo é a coexistência das rainhas que pode ou não acontecer.
<i>Exoneura (Inquilina) schwarzi</i>	<i>Exoneura bicolor</i>	MICHENER, 1965	Os dados morfológicos mostram muitas semelhanças com a espécie <i>Exoneura (Inquilina) excavata</i> , com a qual possivelmente, também compartilha a tática de ocupação de ninho. Esta suposição vem da sua coleta em ninhos hospedeiros, nos quais os comportamentos observados eram semelhantes aos de <i>E. excavata</i> e <i>E. bicolor</i> .
<i>Macrogalea mombasae</i>	<i>M. candida</i>	MICHENER, 1970	A espécie parasita difere de sua hospedeira principalmente por apresentar um clipeo chato e menos protuberante, cerdas mesotarsais finas e medidas das pernas e peças bucais geralmente menores. A invasora já foi coletada em ninhos da hospedeira e juntas. São as únicas representantes do gênero no continente africano.

Parasita	Hospedeiro	Referência	Descrição
<i>Nasutapis straussorum</i>	<i>Brausapis facialis</i>	MICHENER, 1970	A única evidência de parasitismo social vem do fato da espécie parasita ser frequentemente coletada em ninhos da hospedeira, geralmente fundados em troncos de árvores caídas.
Subfamília Apinae: tribo Bombini			
<i>Bombus (Psithyrus)</i>	<i>Bombus</i>	MICHENER, 2007	O subgênero <i>Psithyrus</i> é constituído exclusivamente por espécies parasitas sociais, que não apresentam a casta de operárias. Este grupo também não apresenta estruturas de coleta e manipulação de pólen, além disso o ápice do metassoma é curvado para baixo, abrigando um poderoso ferrão. O padrão de invasão é muito semelhante entre as espécies: a fêmea parasita invade o ninho da hospedeira, mata a rainha e assume a colônia e suas operárias.
<i>B. (Alpinobombus) arcticus</i>	<i>B. (A.) polaris</i>	MICHENER, 2007	Em ambos os casos a espécie parasita não apresenta a casta operária. Além disso, elas apresentam reduções nas estruturas de coleta e manipulação de pólen; porém, as reduções não são tão drásticas como no subgênero <i>Psithyrus</i> . Por outro lado, às táticas de invasão são semelhantes às de <i>Psithyrus</i> .
<i>B. (Thoracobombus) inexpectatus</i>	<i>B. Thoracobombus sp.</i>	MICHENER, 2007	

¹ A espécie é parasita social facultativa.

² Existem poucas evidências de que a espécie é parasita social.